

# **Systematische Wurzelanatomie der Zingiberales (Monocotyledoneae)**

Dissertation der Fakultät für Biologie  
der Ludwig-Maximilians-Universität München

Eingereicht von Elisabeth Kreiner

am 18. April 2007

1. Gutachter: Prof. Dr. Hans-Jürgen Tillich

2. Gutachter: Prof. Dr. Reinhard Agerer

Tag der mündlichen Prüfung: 16. Oktober 2007

# Danksagung

Am Gelingen der vorliegenden Studie haben zahlreiche Personen direkt oder indirekt mitgewirkt. Ohne ihre Hilfe wäre diese Arbeit nie zustande gekommen. Ihnen allen sei herzlich gedankt.

Herrn Prof. Dr. Hans-Jürgen Tillich möchte ich meinen Dank ausdrücken für die Überlassung des Themas, die Durchsicht des Manuskripts, die Bereitstellung der technischen Ausrüstung, ferner für die angenehme und umfassende Betreuung und den zugestandenen Freiraum für weitgehend selbständiges Arbeiten. Er war stets mit Interesse und Anregungen an meiner Seite und hat mich hilfsbereit und geduldig begleitet.

Herrn Dr. h. c. Joseph Bogner und den Gärtnern des Botanischen Gartens München danke ich für die Hilfe beim Ernten der Wurzeln, die wertvollen Informationen über die Herkunft der Pflanzen, für deren sorgsame Pflege und die Erlaubnis, sie für meine Arbeit verwenden zu dürfen.

Frau Mila Vosyka und Herrn Edmund Marksteiner gilt mein Dank für ihre Hilfe bei labortechnischen Fragen.

Frau Stephanie Witz möchte ich danken für die Beschaffung von Literatur.

Mein Dank gilt auch meinen Kolleginnen und Kollegen Thassilo Franke, Paraskevi Iosifidou, Anton Hofreiter und Christian Köbele die mit interessanten Gesprächen für ein freundschaftliches Arbeitsklima sorgten.

Meiner Freundin Stephanie Vetter danke ich für ihre Hilfe beim Scannen der Dias für die Tafeln im Anhang.

Schließlich möchte ich meiner Familie danken, insbesondere meinem Mann, Dr. Andreas Kreiner, der mir bei Computerfragen stets hilfreich zur Seite stand und mir in allen Phasen der Arbeit Mut zugesprochen hat, und meiner Mutter, Anna Luise Sill, die es mir ermöglicht hat, meinen Studienwunsch zu erfüllen, und mich nach wie vor in meinen Zielen unterstützt.





# Inhaltsverzeichnis

|                 |   |                  |
|-----------------|---|------------------|
| <b><u>1</u></b> | <b><u>EINFÜHRUNG IN DIE ORDNUNG DER ZINGIBERALES</u></b>  | <b><u>1</u></b>  |
| 1.1             | CHARAKTERISIERUNG DER ZINGIBERALES  | 1                |
| 1.2             | UMFANG UND VERBREITUNG DER FAMILIEN   | 1                |
| 1.3             | ÖKONOMISCHE BEDEUTUNG   | 3                |
| 1.4             | KLASSIFIKATION DER ZINGIBERALES   | 3                |
| 1.5             | VERWANDTSCHAFTLICHER ANSCHLUSS DER ZINGIBERALES   | 4                |
| 1.6             | PHYLOGENIE DER ZINGIBERALES   | 5                |
| 1.6.1           | DIE „BANANEN-GRUPPE“  | 5                |
| 1.6.1.1         | MUSACEAE  | 7                |
| 1.6.1.2         | STRELITZIACEAE  | 7                |
| 1.6.1.3         | LOWIACEAE   | 8                |
| 1.6.1.4         | HELICONIACEAE   | 8                |
| 1.6.2           | DIE „INGWER-GRUPPE“   | 8                |
| 1.6.2.1         | ZINGIBERACEAE   | 8                |
| 1.6.2.2         | COSTACEAE   | 15               |
| 1.6.2.3         | MARANTACEAE   | 17               |
| 1.6.2.4         | CANNACEAE   | 23               |
| 1.7             | ENTSTEHUNG, BAU UND FUNKTION DER MONOKOTYLEN-WURZEL MIT BESONDERER<br>BERÜCKSICHTIGUNG DER ZINGIBERALES | 23               |
| 1.7.1           | RHIZODERMIS   | 24               |
| 1.7.2           | EXODERMIS   | 24               |
| 1.7.3           | RINDENPARENCHYM   | 25               |
| 1.7.4           | ENDODERMIS  | 26               |
| 1.7.5           | PERIZYKEL   | 26               |
| 1.7.6           | LEITGEWEBE  | 27               |
| 1.7.7           | MARKPARENCHYM   | 28               |
| 1.7.8           | ZELLINHALTSSTOFFE   | 28               |
| 1.8             | LITERATUR ZUM BAU DER WURZELN DER ZINGIBERALES  | 29               |
| 1.9             | LITERATUR ZUM BAU DER WURZELN ANDERER MONOKOTYLEN   | 31               |
| 1.10            | ÖKOLOGISCHE ANPASSUNGEN DER WURZELN AN DEN STANDORT   | 32               |
| 1.11            | ZU KLÄRENDE FRAGESTELLUNGEN   | 32               |
| <b><u>2</u></b> | <b><u>MATERIAL UND METHODIK</u></b>   | <b><u>34</u></b> |
| 2.1             | MATERIAL  | 34               |
| 2.2             | METHODIK  | 38               |
| <b><u>3</u></b> | <b><u>ERGEBNISSE</u></b>  | <b><u>40</u></b> |
| 3.1             | UNTERSUCHTE MERKMALSBEREICHE  | 40               |
| 3.2             | PROBLEME BEI DER INTERPRETATION DER MERKMALE  | 40               |
| 3.3             | MERKMALE DER EINZELNEN FAMILIEN   | 42               |
| 3.3.1           | MUSACEAE  | 42               |
| 3.3.2           | STRELITZIACEAE  | 43               |
| 3.3.3           | LOWIACEAE   | 45               |
| 3.3.4           | HELICONIACEAE   | 46               |
| 3.3.5           | ZINGIBERACEAE   | 47               |
| 3.3.6           | COSTACEAE   | 54               |

|                      |   |                   |
|----------------------|---|-------------------|
| 3.3.7                | MARANTACEAE   | 56                |
| 3.3.8                | CANNACEAE   | 58                |
| <b>3.4</b>           | <b>TAFELN</b>   | <b>59</b>         |
| <b>3.5</b>           | <b>TABELLARISCHE ÜBERSICHT</b>  | <b>90</b>         |
| <br>                 |   |                   |
| <b><u>4</u></b>      | <b><u>BESTIMMUNG DER ZINGIBERALES ANHAND VON WURZELANATOMISCHEN MERKMALEN</u></b> | <b><u>93</u></b>  |
| <br>                 |   |                   |
| <b>4.1</b>           | <b>BESTIMMUNG DER FAMILIEN</b>  | <b>93</b>         |
| <b>4.2</b>           | <b>BESTIMMUNG INNERHALB DER FAMILIEN</b>  | <b>95</b>         |
| 4.2.1                | MUSACEAE  | 95                |
| 4.2.2                | STRELITZIACEAE  | 95                |
| 4.2.3                | LOWIACEAE   | 96                |
| 4.2.4                | HELICONIACEAE   | 96                |
| 4.2.5                | ZINGIBERACEAE   | 96                |
| 4.2.6                | COSTACEAE   | 98                |
| 4.2.7                | MARANTACEAE   | 99                |
| 4.2.8                | CANNACEAE   | 100               |
| <br>                 |   |                   |
| <b><u>5</u></b>      | <b><u>DISKUSSION</u></b>  | <b><u>101</u></b> |
| <br>                 |   |                   |
| <b>5.1</b>           | <b>WURZELANATOMIE ALS MERKMALKOMPLEX IN DER TAXONOMIE</b>                         | <b>101</b>        |
| 5.1.1                | DIE „BANANEN-GRUPPE“  | 101               |
| 5.1.2                | DIE „INGWER-GRUPPE“   | 102               |
| <b>5.2</b>           | <b>PHYLOGENETISCHE BEZIEHUNGEN ZWISCHEN DEN ACHT FAMILIEN</b>                     | <b>106</b>        |
| <b>5.3</b>           | <b>PHYLOGENIE DER EINZELNEN FAMILIEN</b>  | <b>109</b>        |
| 5.3.1                | MUSACEAE  | 109               |
| 5.3.2                | STRELITZIACEAE  | 111               |
| 5.3.3                | LOWIACEAE   | 112               |
| 5.3.4                | HELICONIACEAE   | 113               |
| 5.3.5                | ZINGIBERACEAE   | 114               |
| 5.3.6                | COSTACEAE   | 120               |
| 5.3.7                | MARANTACEAE   | 123               |
| 5.3.8                | CANNACEAE   | 126               |
| <b>5.4</b>           | <b>WURZELANATOMIE, BIOGEOGRAPHIE UND ÖKOLOGISCHE ANPASSUNGEN</b>                  | <b>127</b>        |
| <br>                 |   |                   |
| <b><u>6</u></b>      | <b><u>ZUSAMMENFASSUNG</u></b>   | <b><u>129</u></b> |
| <br>                 |   |                   |
| <b><u>7</u></b>      | <b><u>LITERATUR</u></b>   | <b><u>131</u></b> |
| <br>                 |   |                   |
| <b><u>ANHANG</u></b> |   | <b><u>136</u></b> |

# 1 Einführung in die Ordnung der Zingiberales

## 1.1 Charakterisierung der Zingiberales

Bei den Zingiberales handelt es sich um tropisch-mesophile Rhizomstauden mit großen ganzrandigen Blättern, die einen deutlichen Blattstiel aufweisen und deren Blattscheiden z.T. mächtige Scheinstämme bilden können (Tafel A1 A). Die Blätter sind zweizeilig bis schraubig angeordnet und reißen oft entlang der Seitennerven ein. Die Mittelrippe ist komplex, die parallelen Seitennerven weisen in der Regel keine weiteren Verzweigungen auf.

Die Infloreszenzen stehen endständig (Tafel A1 D) oder selten seitenständig (wie bei *Ravenala*) am Laubspross oder endständig an kurzen, direkt dem Rhizom entspringenden und nur mit Schuppenblättern besetzten Sprossen (Tafel A6 C). Es handelt sich bei den Blütenständen um Trauben, Ähren oder komplizierte Thyrsen. Die Tragblätter im Blütenstandsbereich sind oft groß, auffällig gefärbt und persistent (Tafel A2 E).

Die Blüten sind gewöhnlich zwittrig (bei *Musa* kommen auch eingeschlechtliche Blüten vor), epigyn und zygomorph (Tafel A2 D) bis asymmetrisch (Tafel A10 C). Sie besitzen verschiedenartig geformte Nektarien, ein bizyklisches, trimeres Perigon und zeichnen sich durch eine fortschreitende Rück- bzw. Umbildung der ursprünglich 3+3 Staubblätter zu corollinischen Staminodien aus. Die Antheren öffnen sich längs, der Pollen ist inaperturat, ohne oder mit sehr dünner Exine und auf der gesamten Oberfläche keimfähig. Die Bestäubung erfolgt durch Tiere: Insekten, Vögel und Fledermäuse. Der Fruchtknoten besteht aus drei verwachsenen Karpellen, ist meist mit einem langen, dünnen Griffel versehen, der in einer kopfigen bis dreilappigen, feuchten und papillösen Narbe endet. Die Samenanlagen sind überwiegend anatrop (selten campylotrop bei manchen Marantaceae oder orthotrop bei wenigen Zingiberaceae), bitegmisch und crassinucellat. Die Embryosackentwicklung ist gewöhnlich vom *Polygonum*-Typ. Die Endospermentwicklung erfolgt im Allgemeinen nucleär, bei Zingiberaceae und Costaceae helobial.

Die Frucht ist gewöhnlich eine lokulizide Kapsel, selten als Spaltfrucht, Nuss oder Beere ausgebildet. Die Samen sind operculat, enthalten meist reichlich Perisperm und wenig Endosperm. Arillusbildungen kommen in der Regel vor (Tafel A1 E), können aber stark reduziert sein (wie bei Musaceae, Cannaceae und Heliconiaceae).

Die Zingiberales enthalten in ihren Siebröhrenplastiden sowohl Stärkekörner als auch keilförmige Proteinkristalloide. Silikatkristalle kommen in allen Familien vor. (DAHLGREN, CLIFFORD & YEO 1985)

## 1.2 Umfang und Verbreitung der Familien

Die Zingiberales umfassen acht Familien mit etwa 100 Gattungen bzw. rund 2200 Arten und sind eine überwiegend tropisch bis subtropisch verbreitete Gruppe mit wenigen Species, die bis in die gemäßigten Breiten vordringen. Die Vertreter der Ordnung kommen vornehmlich im Unterwuchs tropischer Regenwälder und an anderen feuchten Tropen-Standorten vor. Umfang und Verbreitung der einzelnen Familien stellen sich wie folgt dar:

- MUSACEAE Jussieu: 2-3 Gattungen (siehe: 1.6.1.1) (*Ensete* & *Musa*, die Abtrennung von *Musella* als eigener Gattung ist umstritten) mit etwa 40 Arten, die im tropischen Afrika

und von NO-Indien bis SO-Asien, N-Australien und den Philippinen vorkommen. Die Diversitätszentren liegen in Assam-Burma und dem indonesischen Teil Borneos (ANDERSSON 1998).

- STRELITZIACEAE Hutchinson: 3 Gattungen (siehe: 1.6.1.2) (*Phenakospermum*, *Ravenala* & *Strelitzia*) mit etwa 6-7 Arten, wobei *Phenakospermum* im tropischen S-Amerika, *Ravenala* auf Madagaskar und *Strelitzia* v.a. an der Ostküste des temperaten bis subtropischen S-Afrikas verbreitet ist (ANDERSSON 1998).
- LOWIACEAE Ridley: 1 Gattung (siehe: 1.6.1.3) (*Orchidantha*) mit mindestens 16 Arten (JOHANSEN 2005), die von S-China über Vietnam, Laos und Thailand bis W-Malaysia, Indonesien (Borneo) und Brunei beheimatet ist. Die Pflanzen gedeihen v.a. entlang von Flüssen und Wasserfällen in immergrünen Tieflandregenwäldern (LARSEN 1998).
- HELICONIACEAE Nakai: 1 Gattung (siehe: 1.6.1.4) (*Heliconia*) mit etwa 200 Arten, die überwiegend im tropischen S- und Z-Amerika mit einem Diversitätszentrum entlang der nördlichen Anden von Peru bis Costa Rica vorkommen. Wenige Species stammen aus Melanesien (ANDERSSON 1998).
- ZINGIBERACEAE Lindley: Etwa 53 Gattungen (siehe: 1.6.2.1) mit rund 1300 Arten, die pantropisch verbreitet sind und ihr Diversitätszentrum in S- und SO-Asien haben. Die einzige neotropisch beheimatete Gattung ist *Renealmia*. In Afrika gibt es die vier Gattungen *Aframomum*, *Aulotandra* (v.a. auf Madagaskar), *Renealmia* und *Siphonochilus*. Wenige Vertreter kommen außerhalb der Tropen vor. Der überwiegende Teil der Species wächst in der Krautschicht tropischer Tieflandregenwälder, auch finden sich viele in den Bergregenwäldern der SO-asiatischen Monsunregion. Einige Arten gedeihen in trockneren und laubwerfenden *Dipterocarpus*-Wäldern oder in zeitweise überschwemmten Gebieten. Wenige Species wachsen epiphytisch oder zusammen mit Moosen an schattigen Plätzen auf Felsen. In Afrika kommt *Siphonochilus* in laubwerfenden Waldgebieten und Grasländern mit langen Trockenzeiten vor. *Roscoea* kann im Himalaya in Höhen bis zu 4800m gedeihen (LARSEN et al. 1998).
- COSTACEAE Nakai: 4-7 Gattungen (siehe: 1.6.2.2) (*Costus*, (*Cheilocostus*, *Chamaecostus*, *Paracostus*), *Dimerocostus*, *Monocostus* & *Tapeinochilos*) mit etwa 110 Arten, die mit der größten Gattung *Costus* s.l. pantropisch verbreitet sind. *Monocostus* und *Dimerocostus* sind neotropisch, während *Tapeinochilos* auf Neu Guinea und benachbarte Teile von Indonesien und Australien beschränkt ist. Die meisten Species sind Teil der tropischen Tieflandregenwälder und kommen nur vereinzelt in Bergregenwäldern bis 2000m Höhe vor. Sie finden sich oft an Lichtungen, einige sind beschränkt auf nasse Habitate wie Flussufer und Sümpfe (LARSEN 1998).
- MARANTACEAE Petersen: Etwa 31 Gattungen (siehe: 1.6.2.3) mit rund 550 Arten, die pantropisch, aber nicht in Australien und mit wenigen Vertretern außerhalb der Tropen in S- und N-Amerika vorkommen. Der Verbreitungsschwerpunkt liegt mit etwa 14 Gattungen und 450 Species (davon allein *Calathea* mit etwa 300 Arten) in den amerikanischen Tropen. Die afrikanische Flora enthält 30-35 Species in 10-12 Gattungen, die v.a. in West-Afrika vorkommen. In Asien gibt es etwa 50 Species in 8 Gattungen, die überwiegend in der indomalaischen Region verbreitet sind. Die Mehrheit der Species ist auf tropische Regenwälder unterhalb 1000m Höhe beschränkt. Manche Arten kommen in laubwerfenden Wäldern vor. Einige Species bevorzugen Sumpfwälder und ufernahe Überschwemmungsgebiete. *Thalia* und *Halopegia* gedeihen fast ausschließlich in offenen

Sumpflandschaften (ANDERSSON 1998). In Afrika gibt es sog. „Marantaceae Wälder“, d.h. ausgedehnte Flächen mit krautiger Vegetation, in denen Vertreter der Marantaceae vorherrschen (PRINCE & KRESS 2006).

- CANNACEAE Jussieu: 1 Gattung (siehe: 1.6.2.4) (*Canna*) mit etwa 10-25 Arten, die im tropischen bis subtropischen Amerika beheimatet ist und einige in den Tropen der Alten Welt verstreute Species aufweist, deren Herkunft als zweifelhaft gilt. Die Pflanzen gedeihen vom Tiefland bis in Höhen von 2700m (KUBITZKI 1998).

Die Dringlichkeit systematischer Untersuchungen an tropischen Sippen ergibt sich aus der fortschreitenden Zerstörung der natürlichen Lebensräume und der dadurch bedingten akuten Gefährdung vieler Arten.

### 1.3 Ökonomische Bedeutung

Viele Vertreter der Zingiberales haben als Nutzpflanzen Bedeutung erlangt (FRANKE 1992). Allen voran verschiedene *Musa*-Arten, wie *M. acuminata* und *M. balbisiana*, bzw. ihre Bastarde *M. x paradisiaca* und *M. x sapientum*, deren Beeren als Obst- oder Kochbananen für die Ernährung der Menschen eine wichtige Rolle spielen. Auch Bananenbier lässt sich aus den Früchten herstellen. Die Sklerenchymfasern um die Leitbündel in den Blattscheiden so genannter Faserbananen, wie *M. textilis* und *M. basjoo*, werden zur Herstellung von Seilen, Netzen und Geweben verwendet. Die großen Blätter der Bananen werden in den tropischen Ländern als Verpackungsmaterial und zum Dachdecken genutzt.

Die Rhizome von *Maranta arundinacea* (Pfeilwurz) und *Canna edulis* (Achira) werden zur Stärkegewinnung herangezogen, diejenigen z.B. von *Zingiber officinale* (Ingwer), *Alpinia galanga*, *A. officinarum* (Großer und Kleiner Galgant) und *Curcuma longa* (Gelbwurz) dienen als Gewürze, aufgrund ihrer ätherischen Öle und verschiedener Scharfstoffe. Aus dem Rhizom von *Curcuma longa* wird außerdem der gelbe Farbstoff Curcumin gewonnen, der zum Färben von Lebensmitteln und Stoffen Verwendung findet und dem Curry seine Farbe verleiht. Bei *Elettaria cardamomum* (Kardamom) und *Thaumatococcus daniellii* (Katamfe) werden die Samen genutzt. Erstere dienen wegen ihrer ätherischen Öle als Gewürz, letztere aufgrund von basischen Peptiden als Süßstoff.

Schließlich finden sich in allen Familien der Zingiberales Arten, die als Zierpflanzen in Botanischen Gärten oder auch als Zimmer- und Gartenpflanzen kultiviert werden (z.B. *Strelitzia reginae*, *Heliconia rostrata*, *Musa coccinea*, *Orchidantha maxillarioides*, *Alpinia purpurata*, *Monocostus uniflorus*, *Canna indica*, *Calathea majestica*).

### 1.4 Klassifikation der Zingiberales

BENTHAM & HOOKER (1883) stellten alle ihnen bekannten Zingiberales in die Familie der Scitamineae innerhalb der Ordnung der Epigynae und unterteilten sie in vier Tribus: Zingibereae, Maranteae, Canneae und Museae. Diese Unterteilung beruhte auf dem Verwachsungsgrad der Blütenhülle, der Anzahl fertiler Stamina und steriler Staminodien, der Anzahl an Pollensäcken pro Anthere, der Gestalt von Griffel und Narbe, der Anzahl der Samenanlagen pro Fruchtknotenfach und der Form des Embryos.

PETERSEN (1889) erhob die Scitamineae in den Rang einer Ordnung, die vier Tribus in den von Familien und unterteilte die Musaceae, die v.a. durch die Anzahl fertiler Stamina

zusammengehalten wurden, in die Tribus Museae mit *Musa*, *Phenakospermum*, *Ravenala* und *Strelitzia* und Heliconieae mit *Heliconia*. Die einzelne Samenanlage pro Fruchtknotenfach, die septizide Öffnungsweise der Früchte und die inverse Blütensymmetrie trennte *Heliconia* von den anderen Vertretern der Musaceae. Die Lowiaceae mit *Orchidantha* als einziger Gattung wurden von den Scitamineae ausgeschlossen, aber von PETERSEN als mögliches Mitglied der Gruppe diskutiert.

SCHUMANN (1900, 1902, 1904) untergliederte die Ordnung Scitamineae, indem er aus einzelnen Gattungen, wie z.B. *Costus*, Unterfamilien machte. So wurden in den Zingiberaceae die Costoideae von den Zingiberoideae getrennt, aufgrund ihrer spiromonostichen Blattstellung und des Fehlens ätherischer Öle. Die Musaceae wurden in die Unterfamilien Musoideae (*Musa*), Strelitzioideae (*Phenakospermum*, *Ravenala*, *Strelitzia* und *Heliconia*) und Lowioideae (*Orchidantha*) eingeteilt. Dadurch wurden die Strelitzioideae mit zweizeiliger Blattstellung und zwittrigen Blüten von den schraubig beblätterten und eingeschlechtliche Blüten tragenden Musoideae abgesondert. Den Strelitzioideae gehörten zwei Tribus an, die Strelitzieae (*Phenakospermum*, *Ravenala* und *Strelitzia*) mit mehreren Samenanlagen pro Fruchtknotenfach und arillaten Samen und die Heliconieae (*Heliconia*) mit nur einer Samenanlage pro Fruchtknotenfach und ohne Arillusbildungen. Die Marantaceae und Cannaceae blieben unverändert. Dieser Einteilung schlossen sich auch WINKLER und LOESENER (1930) an.

HUTCHINSON (1934, 1959, 1973) verwendete später den heutigen Namen Zingiberales Griseb., akzeptierte weitgehend SCHUMANNs Gliederung, aber erhob die Strelitziaceae (einschließlich *Heliconia*) und die Lowiaceae in den Rang von Familien. Des Weiteren unterteilte er die Zingiberaceae in vier Tribus, wobei er die Costeae ebenfalls als eine den anderen gleichwertige Tribus und nicht mehr als eigene Familie betrachtete. Bereits 1941 diskutierte NAKAI, aufgrund anatomischer Merkmale, acht Familien, die er als Amomales Lindl. zusammenfasste: Musaceae, Strelitziaceae, Heliconiaceae, Lowiaceae Zingiberaceae, Costaceae, Marantaceae und Cannaceae.

Sowohl TOMLINSON (1962, 1969), TAKHTAJAN (1980) und CRONQUIST (1981) als auch DAHLGREN, CLIFFORD & YEO (1985) und KRESS (1990, 1995) schlossen sich der Unterteilung der Zingiberales in acht gleichwertige Familien an, wobei diese Gliederung nicht ganz unumstritten ist. STEVENSON & LOCONTE (1995) unterstützen aufgrund ihrer vornehmlich anhand morphologischer Merkmale erhobenen kladistischen Analyse die traditionellen Familien der Strelitziaceae einschließlich *Heliconia*, der Zingiberaceae mit den Costoideae als Unterfamilie und der Marantaceae einschließlich *Canna*.

## 1.5 Verwandtschaftlicher Anschluss der Zingiberales

Die monophyletische Ordnung der Zingiberales ist deutlich von allen anderen Ordnungen der Monocotyledoneae abgegrenzt. Es bestehen keine Zweifel darüber, ob eine Species dem Taxon zuzuordnen ist oder nicht. Innerhalb der Klasse der Liliopsida (= Monocotyledoneae) werden sie aufgrund der Cuticularwachskristalle vom *Strelitzia*-Typ, der UV-fluoreszierenden Bestandteile der unverholzten Zellwände und der Stärkespeicherung im Nährgewebe des Samens in die Unterklasse der Commelinidae gestellt. Ihr verwandtschaftlicher Anschluss innerhalb der Commelinidae war jedoch lange Zeit umstritten.

DAHLGREN, CLIFFORD & YEO (1985) ziehen für Vergleiche mit anderen Gruppen die am wenigsten spezialisierten Merkmalsausprägungen heran, wie die gestielten Blätter mit großer Spreite und Fiedernervatur, die Septalnektarien, die Oxalat-Raphiden, die 5(-6) fertilen

Stamina, das gut entwickelte Stärke-Endosperm und die UV-fluoreszierenden Zellwandbestandteile. Sie schlussfolgern, dass die Zingiberales als einzige Ordnung der Überordnung Zingiberiflorae den Pontederiales und anderen Ordnungen der Bromeliiflorae am Nächsten kommen. Sie räumen aber ein, dass in einigen Punkten noch Unklarheiten bestehen.

LINDER & KELLOG (1995) kombinieren morphologische und molekulare (*rbcL*-Sequenzen) Daten mit dem Ergebnis, dass die Zingiberales eine Schwestergruppe der Commelinales darstellen. GIVNISH et al. (1999) revidieren die Unterklasse der Commelinidae anhand von *rbcL*-Sequenzen und schlagen vor, dass die Zingiberales mit den Commelinales und Philydrales in der Überordnung der Commelinanae stehen sollten. Auch weitere molekulare Untersuchungen von CHASE et al. (1995) (*rbcL*-Sequenzen), SOLTIS et al. (1997) (18S rDNA-Sequenzen), APG (1998) (*rbcL*-, *atpB*- und 18S rDNA-Sequenzen), CHASE et al. (2000) (*rbcL*-, *atpB*- und 18S rDNA-Sequenzen) und SOLTIS et al. (2000) (*rbcL*-, *atpB*- und 18S rDNA-Sequenzen) zeigen, dass die Zingiberales innerhalb der informellen Gruppe der „Commelinoids“ den Commelinales am nächsten stehen. Schließlich bekräftigen die Ergebnisse der phylogenetischen Analysen der Angiospermen der APG (2003) anhand von *rbcL*-, *atpB*- und 18S rDNA-Sequenzen ebenfalls die Annahme, dass die Zingiberales innerhalb der in „Commelinids“ umbenannten informellen Gruppe in den Commelinales ihren verwandtschaftlichen Anschluss finden.

## 1.6 Phylogenie der Zingiberales

Ein gemeinsamer Ursprung der Zingiberales gilt als gesichert, ebenso dass die Familien der sog. „Bananen-Gruppe“ (Musaceae, Strelitziaceae, Lowiaceae und Heliconiaceae) ursprünglicher sind, als die der abgeleiteten sog. „Ingwer-Gruppe“ (Zingiberaceae, Costaceae, Marantaceae und Cannaceae).

### 1.6.1 Die „Bananen-Gruppe“

Umstritten ist die Monophylie der „Bananen-Gruppe“, welche der Familien der „Bananen-Gruppe“ Schwestergruppen darstellen und welche Familie an der Basis des Stammbaumes steht. Ferner gibt es Unklarheiten bezüglich der Phylogenie und Klassifikation der einzelnen Familien.

Nach TOMLINSON (1962) ist die „Bananen-Gruppe“ monophyletisch, v.a. wegen des Auftretens von Raphiden und der Anzahl der Stamina (5-6). Zu bedenken ist jedoch, dass bei den Musaceae, Strelitziaceae und Lowiaceae das innere mediane Staubblatt reduziert, bei den Heliconiaceae hingegen das äußere mediane Staubblatt von der Reduktion, bzw. Sterilität betroffen ist. Kress (1990) wertet die zunehmende Sterilität bzw. den Verlust des äußeren medianen Staubblattes und das fertile mediane Staubblatt des inneren Staubblattkreises als Synapomorphien der Heliconiaceae und der „Ingwer-Gruppe“. Die „Bananen-Gruppe“ ist demnach nicht monophyletisch. In weiteren Arbeiten stützt KRESS seine Aussagen nicht nur auf überarbeitete morphologische sondern auch auf molekulare Merkmale, wie das Chloroplasten-Gen *rbcL* (KRESS 1995) bzw. die Chloroplasten-Gene *rbcL* und *atpB* und das Zellkern-Gen 18S rDNA (KRESS et al. 2001). Beide Analysen stützen die Annahme, dass die Familie der Heliconiaceae ein Schwestertaxon der „Ingwer-Gruppe“ darstellt.

TOMLINSON (1969) studiert die Anatomie der Zingiberales und schlussfolgert, dass die Musaceae und Heliconiaceae aufgrund der sehr ähnlichen Blattanatomie innerhalb der „Bananen-Gruppe“ am nächsten miteinander verwandt sind. DAHLGREN & RASMUSSEN

(1983) kommen in ihrer Untersuchung anatomischen und morphologischen Datenmaterials zu dem Ergebnis, dass einerseits ebenfalls die Heliconiaceae und Musaceae bzw. andererseits die Lowiaceae und Strelitziaceae innerhalb der „Bananen-Gruppe“ näher miteinander verwandt sind. In ihrem Kladogramm erscheinen die Heliconiaceae als Schwestergruppe der Musaceae aufgrund der in beiden Familien auftretenden röhrenartigen Verwachsungen der Blütenhüllblätter (perianth tube), und die Strelitziaceae als Schwestergruppe der Lowiaceae vereinigt durch die distiche Phyllotaxis. DAHLGREN & RASMUSSEN stellen jedoch die Aussagekraft des Befundes in Frage, weil beide Schwestergruppen jeweils nur durch ein einziges gemeinsames Merkmal zusammengehalten werden und sie zudem annehmen, dass die distiche Phyllotaxis mehrmals unabhängig voneinander in der Phylogenie der Zingiberales entstanden ist. KRESS (1990) kritisiert, dass die Verwachsungen der Blütenhüllblätter zwar in beiden Familien vorkommen, aber nicht homolog sind, da bei den Musaceae das mediane Petalum und bei den Heliconiaceae das mediane Sepalum frei bleibt. Die bananenähnlichen vegetativen Merkmale der Heliconiaceae sind nach KRESS Plesiomorphien, die sich parallel zu den Eigenschaften der Musaceae und Strelitziaceae entwickelt haben. Ferner unterstreicht er, dass die Lowiaceae durch viele blütenmorphologische und vegetative Merkmale von den anderen Familien isoliert sind und gibt zu bedenken, dass in seiner Analyse nur die ringförmige Anordnung der Leitelemente in den Wurzeln die Verbindung der Lowiaceae zu den Heliconiaceae und der „Ingwer-Gruppe“ darstellt. Die Kombination von morphologischen und molekularen Datensätzen (KRESS 1995 & KRESS et al. 2001) zeigt jedoch deutlich, dass die Lowiaceae und Strelitziaceae nicht nur aufgrund der „Blütensäulen“ (floral column), sondern auch aufgrund mehrerer Nukleinsäuremutationen der *rbcL*-Sequenzen (KRESS 1995), bzw. v.a. der *atpB*-Sequenzen (KRESS et al. 2001) als Schwestertaxa im Kladogramm stehen. Auch in der auf *rbcL*-Sequenzen basierenden Analyse von SMITH, KRESS & ZIMMER (1993) bestätigt sich die nahe Verwandtschaft von Lowiaceae und Strelitziaceae.

Im Zusammenhang mit der an der Basis der Zingiberales-Entwicklung stehenden Familie werden v.a. die Strelitziaceae (TOMLINSON 1962) und die Musaceae (KRESS 1990, KRESS 1995, KRESS et al. 2001) diskutiert. Nach TOMLINSON stehen die Strelitziaceae dem gemeinsamen Vorfahren der Zingiberales am nächsten, weil ihre Vertreter u.a. die meisten primitiven Blütenmerkmale besitzen, und er die Verholzung des Sprosses einiger Species ebenfalls als ursprüngliches Merkmal wertet. TOMLINSON (1960) legt nahe, dass der gemeinsame Vorfahre vegetativ *Phenakospermum* gleicht, während er den Blütenstand von *Ravenala* besitzt. KRESS (1990) kommt zu dem Schluss, dass die Musaceae an der Basis der Zingiberales stehen. Die zweizeilige Blattstellung und die arillaten Samen sind die Hauptmerkmale, die die Strelitziaceae mit den abgeleiteten sechs Familien verbinden und so die Musaceae als die ursprünglichste Familie ausweisen, die auch als einzige keine in zwei Bögen angeordnete Luftkanäle in ihren Blättern aufweist. Die Hinzunahme molekularer Daten in KRESS (1995) und KRESS et al. (2001) unterstützt die basale Stellung der Musaceae. JOHANSEN (2005) kommt in ihrer Analyse mehrerer DNA Regionen zu dem Schluss, dass die Lowiaceae eine Schwestergruppe zu allen anderen sieben Familien der Zingiberales darstellen und somit an der Basis der phylogenetischen Entwicklung der Ordnung stehen. Ihren Ergebnissen nach ist die „Blütensäule“ (ovary prolongation) ein plesiomorphes Merkmal innerhalb der Ordnung und keine Synapomorphie von Lowiaceae und Strelitziaceae.

Die Beziehungen der basalen Familien der Zingiberales sind nach wie vor nicht hinreichend gesichert. Dies zeigt, dass mehr Datenmaterial nötig ist, sowohl morphologisch-anatomischer als auch molekularer Art, um die Verwandtschaftsverhältnisse der Musaceae, Strelitziaceae



und Lowiaceae untereinander zu klären und um zu ermitteln, welche der Familien dem gemeinsamen Vorfahren der Zingiberales besonders nahe steht.

Über die phylogenetische Entwicklung der einzelnen Familien der „Bananen-Gruppe“ ist wenig bekannt. Aus aktuellen Studien werden im Wesentlichen die Arten erwähnt, die in die vorliegende Arbeit Eingang gefunden haben.

#### 1.6.1.1 Musaceae

BAKER (1893) definiert innerhalb der Gattung *Musa* drei Untergattungen (*Physocaulis*, *Eumusa* und *Rhodochlamys*), die weitgehend den von SAGOT (1887) aufgestellten Sektionen entsprechen. CHEESMAN (1947a) erkennt *Physocaulis* als eigene Gattung *Ensete* an mit einer Chromosomenanzahl von  $n=9$  und unterteilt *Musa* in vier Sektionen: *Eumusa* und *Rhodochlamys* mit Chromosomenzahlen von  $n=11$  und *Australimusa* und *Callimusa* mit Chromosomenzahlen von  $n=10$  (CHEESMAN 1974b). *Eumusa* und *Rhodochlamys* unterscheiden sich v.a. durch ihre unterschiedliche Größe und die hängende bzw. aufrechte Infloreszenz, *Australimusa* und *Callimusa* durch die Form des Samens. ARGENT (1976) definiert eine fünfte Sektion *Ingentimusa* mit einer Chromosomenanzahl von  $n=7$ .

WONG et al. (2002) untersuchen mit Hilfe von AFLP vier der fünf Sektionen und stellen fest, dass die Chromosomenzahlen eine stabile Einteilung der Gattung zulassen, dass es aber keine genetischen Anhaltspunkte dafür gibt, *Rhodochlamys* von *Musa* (*Eumusa* nach CHEESMAN 1947b) bzw. *Australimusa* von *Callimusa* abzutrennen, da Species von *Rhodochlamys* in Species von *Musa* und Species von *Australimusa* in Species von *Callimusa* eingebettet sind. Von den untersuchten Arten sind auch vier in die vorliegende Arbeit eingegangen. Demnach finden sich *M. acuminata* (sect. *Musa*) und *M. velutina* (sect. *Rhodochlamys*) in der Gruppe *Musa-Rhodochlamys* und *M. coccinea* (sect. *Callimusa*) und *M. textilis* (sect. *Australimusa*) in der Gruppe *Callimusa-Australimusa*, wobei *M. acuminata* und *M. velutina* innerhalb ihrer neuen, weiter gefassten Sektion deutlich näher miteinander verbunden sind als *M. coccinea* und *M. textilis* in der ihren.

*Musa lasiocarpa* wird von FRANCHET (1889) beschrieben und in eine eigene Sektion *Musella* gestellt. CHEESMAN (1947a) schließt nicht aus, dass es sich um eine neue Gattung handeln könnte, ist sich jedoch sicher, dass die Species nicht zu *Musa* gehört und kombiniert *Ensete lasiocarpum*. SIMMONDS (1960) stellt fest, dass der Habitus der Species *Ensete* ähnelt, es sich aber um eine Rhizompflanze handelt und das Perianth *Musa* gleicht und platziert sie wieder in *Musa*. WU (1976) hebt *Musella lasiocarpa* in den Rang einer eigenen Gattung, was aber beispielsweise bei ANDERSSON (1998) keine Erwähnung findet.

#### 1.6.1.2 Strelitziaceae

Nach LANE (1955) sind *Phenakospermum* und *Strelitzia* durch ihren in den rötlichen Farben und im Aufbau ähnlichen Arillus und den gestreckten Embryo näher miteinander verbunden als mit *Ravenala*, die sich mit ihrem blauen, einfacher gebauten Arillus und dem gekrümmten Embryo von den beiden anderen klar unterscheidet. Die deutlich zygomorphen Blüten und das Auftreten stammloser Arten in den beiden ersten Gattungen zeichnet diese als abgeleitet aus, wobei *Strelitzia* u.a. aufgrund von hochgradig zygomorphen Blüten am stärksten abgeleitet ist. *Ravenala* wird als ursprünglich eingestuft, u.a. aufgrund der Stammbildung, der lateralen Infloreszenz und der sechs Stamina, wobei der gekrümmte Embryo und die zweizeilige Beblätterung wiederum abgeleitete Merkmale darstellen.

TOMLINSON (1960) beschreibt die Anatomie von *Phenakospermum guyanense* detailliert und stellt bei dem Vergleich mit den beiden anderen Gattungen der Familie ebenfalls fest, dass *Phenakospermum* mit *Strelitzia* anatomisch und morphologisch näher verbunden ist als mit *Ravenala*. Dies begründet er u.a. damit, dass die anatomischen Gemeinsamkeiten von *Phenakospermum* und *Ravenala* erheblich von Umweltbedingungen beeinflusst werden und daher für die phylogenetische Betrachtung nicht so zuverlässig sind.

### 1.6.1.3 Lowiaceae

Nach JOHANSEN (2005) gibt es in den Lowiaceae zwei geografisch getrennte monophyletische Gruppen. Eine besteht aus allen auf Borneo beheimateten Species von *Orchidantha*, die andere beinhaltet die Arten, die in S-China und auf der malaiischen Halbinsel vorkommen. Demzufolge sind *Orchidantha fimbriata* und *O. maxillarioides* (Malaiische Halbinsel) näher miteinander verwandt als mit *O. borneensis* (Borneo).

### 1.6.1.4 Heliconiaceae

Die Heliconiaceae werden nach ANDERSSON (1998) aufgrund morphologischer Merkmale in fünf Subgenera unterteilt. Vier der fünf Untergattungen (*Heliconia*, *Griggsia*, *Stenochlamys* und *Taeniostrobos*) sind in den amerikanischen Tropen beheimatet, während die fünfte (*Heliconiopsis*) im westlichen Pazifik (Fiji, Samoa, Solomonen) vorkommt. Nach dem Index des Lyon Arboretums (<http://home.coqui.net/tciendre/lyoni.htm>) finden sich die in der vorliegenden Arbeit behandelten Species in folgenden Subgenera: **Heliconia**: *H. bihai*, *H. episcopalis*, *H. latispatha*, *H. stricta*, *H. wagneriana*; **Stenochlamys**: *H. psittacorum*, *H. metallica*, *H. hirsuta*; **Griggsia**: *H. mariae*, *H. rostrata*, *H. pendula*; **Heliconiopsis**: *H. indica*. SPECHT et al. untersuchen molekular anhand von Chloroplasten- sowie Zellkern-DNA-Sequenzen die phylogenetischen Zusammenhänge innerhalb der Heliconiaceae (<http://www.2006.botanyconference.org>). Die Ergebnisse der Studie sind meines Wissens bislang noch nicht veröffentlicht.

## 1.6.2 Die „Ingwer-Gruppe“

Die Monophylie der „Ingwer-Gruppe“ wird allgemein anerkannt. Auch die nahe Verwandtschaft von Zingiberaceae und Costaceae einerseits und Marantaceae und Cannaceae andererseits ist weitestgehend akzeptiert (DAHLGREN & RASMUSSEN 1983, KRESS 1990, KRESS 1995, KRESS et al. 2001, JOHANSEN 2005). Bei SMITH, KRESS & ZIMMER (1993) stehen zwar jeweils die Costaceae und Marantaceae sowie die Musaceae und Cannaceae als Schwestertaxa im Kladogramm. Die Autoren vermuten jedoch die schlechte phylogenetische Auflösung der interfamiliären Beziehungen durch die *rbcL*-Datensätze darin, dass die Entstehung der Zingiberales in der späten Kreide und ihre rasche Diversifizierung im frühen Tertiär zeitlich so nah beisammen liegen.

Die Phylogenie und Klassifikation der einzelnen Familien ist nicht hinreichend geklärt und wird nach wie vor diskutiert.

### 1.6.2.1 Zingiberaceae

Im Folgenden werden zwei Gliederungssysteme für die Zingiberaceae vorgestellt: eines nach LARSEN et al. (1998), wobei sie sich auf frühere Autoren beziehen und überwiegend morphologisch argumentieren, und ein anderes nach KRESS, PRINCE & WILLIAMS (2002), das auf neueren molekularen Daten beruht.

### Systematische Gliederung nach LARSEN et al. (1998):

Die bis vor einigen Jahren allgemein anerkannte Einteilung der Zingiberaceae in die vier Tribus (Hedychieae, Globbeae, Zingibereae und Alpinieae) ist nicht endgültig gesichert. Die Zugehörigkeit der Gattungen *Rhynchanthus*, *Pommereschea* und *Nanochilus* zu den Alpinieae ist nach wie vor fraglich, *Stadiochilus* und *Cornukaempferia* werden als Incertae Sedis aufgeführt (LARSEN et al. 1998). Die Aufstellung von LARSEN et al. (1998) wird um folgende Gattungen erweitert: *Laosanthus*, *Smithatris*, *Siamanthus* und *Tamijia*, die erst später beschrieben wurden (LARSEN & MOOD 1998, SAKAI & NAGAMASU 2000, LARSEN & JENJITTIKUL 2001, KRESS & LARSEN 2001) und *Curcumorpha* (RAO & VERMA 1971) und *Paramomum* (TONG 1985), die sowohl bei KRESS, PRINCE & WILLIAMS (2002) als auch in „Vascular Plant Families and Genera: List of Genera in Zingiberaceae“ ([www.rbgbkew.org.uk](http://www.rbgbkew.org.uk)) als akzeptierte Gattungen aufgeführt werden. Die in die vorliegende Arbeit eingegangenen Gattungen sind unterstrichen.

- **Hedychieae** Petersen (1889): *Boesenbergia*, *Camptandra*, *Caulokaempferia*, *Cautleya*, *Curcuma*, *Curcumorpha*, *Distichochlamys*, *Haniffia*, *Haplochorema*, *Hitchenia*, *Hedychium*, *Kaempferia*, *Laosanthus*, *Paracautleya*, *Parakaempferia*, *Pyrgophyllum*, *Roscoeia*, *Scaphochlamys*, *Siliquamomum*, *Siphonochilus*, *Smithatris*, *Stahlianthus*
- **Globbeae** Petersen (1889): *Gagnepainia*, *Globba*, *Hemiorchis*, *Mantisia*
- **Zingibereae** Petersen (1889): *Zingiber*
- **Alpinieae** Meisn. (1842): *Aframomum*, *Alpinia*, *Amomum*, *Aulotandra*, *Burbidgea*, *Cyphostigma*, *Elettaria*, *Elettariopsis*, *Etlingera*, *Geocharis*, *Geostachys*, *Hornstedtia*, *Leptosolena*, *Nanochilus*, *Paramomum*, *Plagiostachys*, *Pleuranthodium*, *Pommereschea*, *Renealmia*, *Rhynchanthus*, *Riedelia*, *Siamanthus*, *Tamijia*, *Vanoverberghia*
- Incertae Sedis: *Stadiochilus*, *Cornukaempferia*

LARSEN et al. (1998) charakterisieren die einzelnen Tribus folgendermaßen:

**Hedychieae:** Endotesta ohne u-förmige Zellen, Endosperm mit Stärke, Operculum fehlend, Stärkekörner des Perisperms zusammengesetzt. Kleine oder mittelgroße Kräuter mit normalerweise gut entwickeltem, horizontalem Rhizom. Ebene der distich beblätterten Laubsprosse parallel zum Rhizom. Laterale Staminodien gewöhnlich gut entwickelt, petaloid, normalerweise nicht mit dem Labellum verwachsen. Griffel nicht über Anthere herausragend. Fruchtknoten meist 3-fächrig oder unvollständig 3-fächrig mit basaler Plazentation.

**Globbeae:** Endotesta ohne u-förmige Zellen, Endosperm mit Stärke, Operculum vorhanden, Stärkekörner des Perisperms einfach. Kleine Kräuter mit kurzem oder schwach entwickeltem Rhizom. Ebene der distich beblätterten Laubsprosse parallel zum Rhizom. Laterale Staminodien vorhanden. Filament und Griffel weit aus der Blüte herausragend, wie ein Bogen geformt, wobei der Griffel die Sehne bildet (außer in *Hemiorchis*). Fruchtknoten 1-fächrig mit parietaler Plazentation.

**Zingibereae:** Endotesta-Zellen u-förmig, Operculum meist vorhanden, Stärkekörner des Perisperms zusammengesetzt, Endosperm und Embryo enthalten Stärke. Rhizom horizontal, robust. Ebene der distich beblätterten Laubsprosse parallel zum Rhizom. Infloreszenz dicht gedrängt, endständig an einem separaten unbeblätterten Spross, Tragblätter dachziegelartig überlappend. Laterale Staminodien petaloid und mit dem Labellum zu einem dreilappigen Gebilde verwachsen. Anthere mit verlängertem Kamm, der sich um den die Narbe präsentierenden Griffel wickelt. Fruchtknoten 3-fächrig.

Alpinieae: Endotesta-Zellen u-förmig, Operculum meist vorhanden, Stärkekörner des Perisperms einfach und konzentrisch, Endosperm und Embryo ohne Stärke. Häufig große Kräuter. Ebene der distich beblätterten Laubsprosse transversal zum Rhizom. Laterale Staminodien stark reduziert oder fehlend. Griffel nicht über die Anthere herausragend (außer in *Pommereschea*). Fruchtknoten 3-fächrig, wenn 1-fächrig, dann mit basaler Plazentation (außer bei *Riedelia* mit parietaler Plazentation).

### Systematische Gliederung nach KRESS, PRINCE & WILLIAMS (2002):

KRESS, PRINCE & WILLIAMS (2002) gliedern die Zingiberaceae aufgrund neuerer molekularer Daten (DNA-Sequenzen der Zellkern ITS-Region und der Chloroplasten *matK*-Region) in vier Unterfamilien (Siphonochiloideae, Tamijioideae, Alpinioideae, Zingiberoideae) und sechs Tribus (Siphonochileae, Tamijieae, Alpinieae, Riedelieae, Zingibereae und Globbeae) (siehe: Abbildung 1). Die mit einem „\*“ gekennzeichneten Gattungen sind nicht in die phylogenetische Analyse mit einbezogen, aber KRESS, PRINCE & WILLIAMS versuchen, sie aufgrund morphologischer Merkmale in die Tribus einzuordnen. Die größten Veränderungen verglichen mit der Einteilung nach LARSEN (1998) bestehen in der basalen Position von *Siphonochilus* und *Tamijia*, dem Einschluss von *Pommereschea* und *Rhynchanthus* in den Hedychieae-Clade und der Stellung von *Siliquamomum* im Alpinieae-Clade. Die Gattungen der früheren Tribus Hedychieae bilden mit *Zingiber* die neue Tribus der Zingibereae, die mit der unveränderten Tribus der Globbeae in der Unterfamilie der Zingiberoideae zusammengefasst werden. Aus der früheren Tribus Alpinieae werden einige Gattungen ausgegliedert und in die neue Tribus Riedelieae gestellt, die mit den in der Tribus der Alpinieae verbleibenden Gattungen die Unterfamilie der Alpinioideae bildet. Die in die vorliegende Arbeit eingegangenen Gattungen sind wiederum unterstrichen.

- **Siphonochiloideae** W. J. Kress (2002) / **Siphonochileae** W. J. Kress (2002): *Siphonochilus*

- **Tamijioideae** W. J. Kress (2002) / **Tamijieae** W. J. Kress (2002): *Tamijia*

- **Alpinioideae** Link (1829) / **Alpinieae** A. Rich. (1841): *Aframomum*, *Alpinia*, *Amomum*, \**Aulotandra*, \**Cyphostigma*, \**Elettaria*, *Elettariopsis*, *Etlingera*, \**Geocharis*, \**Geostachys*, *Hornstedtia*, \**Leptosolena*, *Paramomum*, *Plagiostachys*, *Renealmia*, *Vanoverberghia*

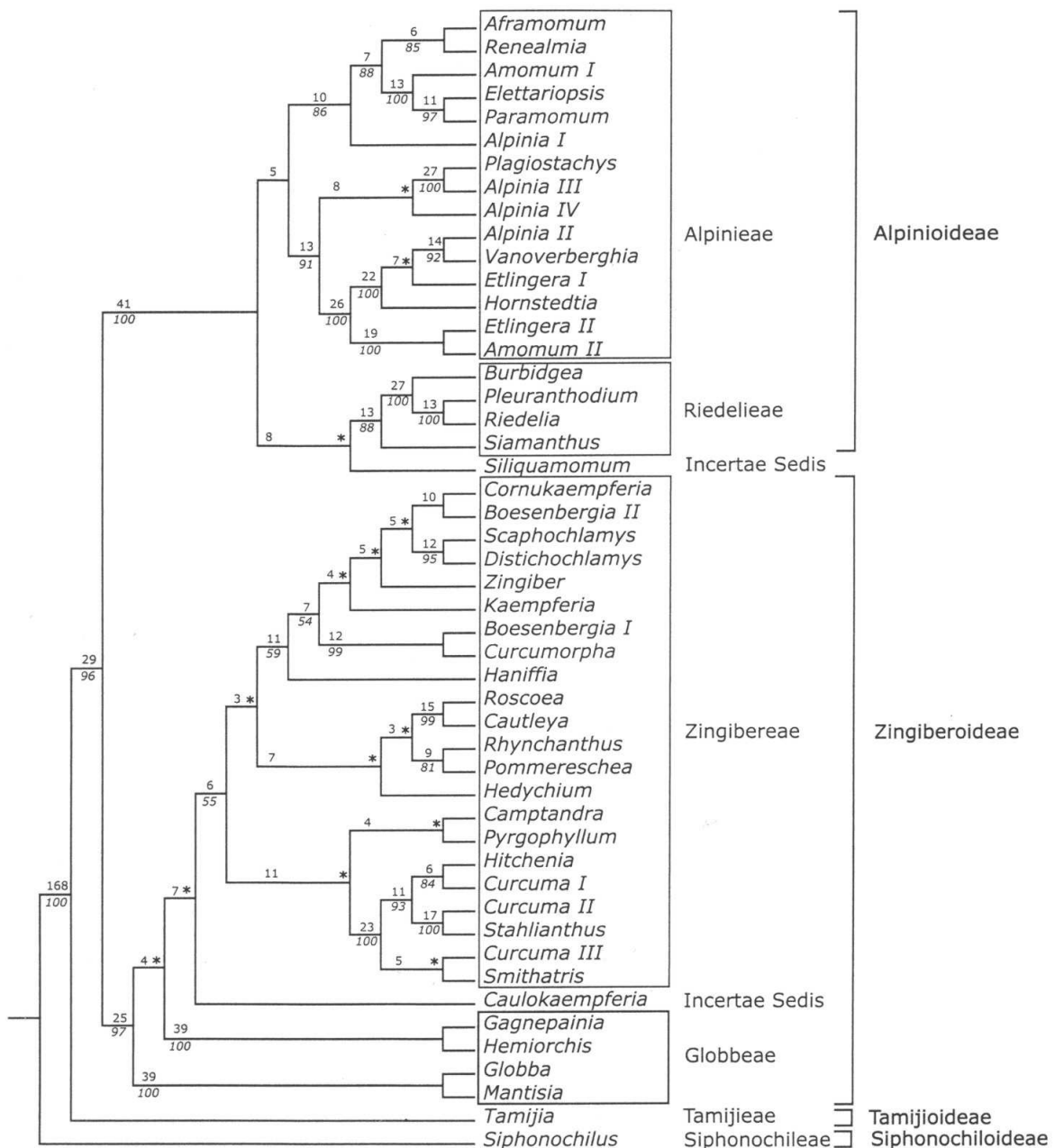
**Alpinioideae** Link (1829) / **Riedelieae** W. J. Kress (2002): *Burbridgea*, *Pleuranthodium*, *Riedelia*, *Siamanthus*

Incertae Sedis: *Siliquamomum*

- **Zingiberoideae** Haask (1844) / **Zingibereae** Meisn. (1842): *Boesenbergia*, *Camptandra*, *Cautleya*, *Cornukaempferia*, *Curcuma*, *Curcumorpha*, *Distichochlamys*, *Haniffia*, \**Haplochorema*, *Hedychium*, *Hitchenia*, *Kaempferia*, \**Laosanthus*, \**Nanochilus*, \**Paracautleya*, \**Parakaempferia*, *Pommereschea*, *Pyrgophyllum*, *Rhynchanthus*, *Roscoea*, *Scaphochlamys*, *Smithatris*, \**Stadiochilus*, *Stahlianthus*, *Zingiber*

**Zingiberoideae** Haask (1844) / **Globbeae** Meisn. (1842): *Gagnepainia*, *Globba*, *Hemiorchis*, *Mantisia*

Incertae Sedis: *Caulokaempferia*



**Abbildung 1: Phylogenie der Zingiberaceae nach KRESS, PRINCE & WILLIAMS (2002)**

KRESS, PRINCE & WILLIAMS (2002) charakterisieren ihre neuen Unterfamilien bzw. Tribus folgendermaßen:

**Siphonochiloideae / Siphonochileae:** Jahreszeitlich bedingte Ruheperioden. Rhizom fleischig. Ebene der distich beblätterten Laubsprosse senkrecht zum Rhizom. Extraflorale Nektarien fehlend. Laterale Staminodien petaloid und mit dem Labellum verwachsen. Labellum nicht mit dem Filament verbunden. Filament kurz. Antherenkamm petaloid. Fruchtknoten 3-fächrig (manchmal unvollständig 3-fächrig). Plazentation axial. Kapsel fleischig.

**Tamijioideae / Tamijieae:** Immergrün. Rhizom faserig. Ebene der distich beblätterten Laubsprosse senkrecht zum Rhizom. Extraflorale Nektarien fehlend. Laterale Staminodien petaloid und mit dem Labellum verwachsen. Labellum nicht mit dem Filament verbunden.

Filament kurz. Antherenkamm petaloid. Fruchtknoten 1-fächrig. Plazentation parietal. Kapseln unbekannt.

Alpinioideae / Alpinieae: Immergrün. Rhizom faserig. Ebene der distich beblätterten Laubsprosse senkrecht zum Rhizom. Extraflorale Nektarien fehlend. Laterale Staminodien klein oder fehlend, nie petaloid. Labellum nicht mit dem Filament verbunden. Filament mittellang, manchmal bogenförmig. Antherenkamm petaloid oder fehlend. Fruchtknoten 3-fächrig. Plazentation axial oder frei zentral. Früchte indehiszent oder fleischig.

Alpinioideae / Riedelieae: Immergrün. Rhizom faserig. Ebene der distich beblätterten Laubsprosse senkrecht zum Rhizom. Extraflorale Nektarien auf den Blattspreiten vorhanden. Laterale Staminodien klein oder fehlend, nie petaloid. Labellum nicht mit dem Filament verbunden. Filament mittellang. Antherenkamm petaloid oder fehlend. Fruchtknoten 1- oder 3-fächrig. Plazentation axial oder parietal. Früchte schotenartig, sich mit Längsschlitzeln öffnend.

Zingiberoideae / Zingibereae: Jahreszeitlich bedingte Ruheperioden. Rhizom fleischig. Ebene der distich beblätterten Laubsprosse parallel zum Rhizom. Extraflorale Nektarien fehlend. Laterale Staminodien petaloid, mit dem Labellum verwachsen oder nicht. Labellum nicht mit dem Filament verbunden. Filament kurz bis lang. Antherenkamm fehlend, petaloid oder gut entwickelt und um den Griffel gewunden. Fruchtknoten 3-fächrig (manchmal unvollständig 3-fächrig). Plazentation axial, basal oder frei und säulenförmig. Kapseln fleischig und dehiszent.

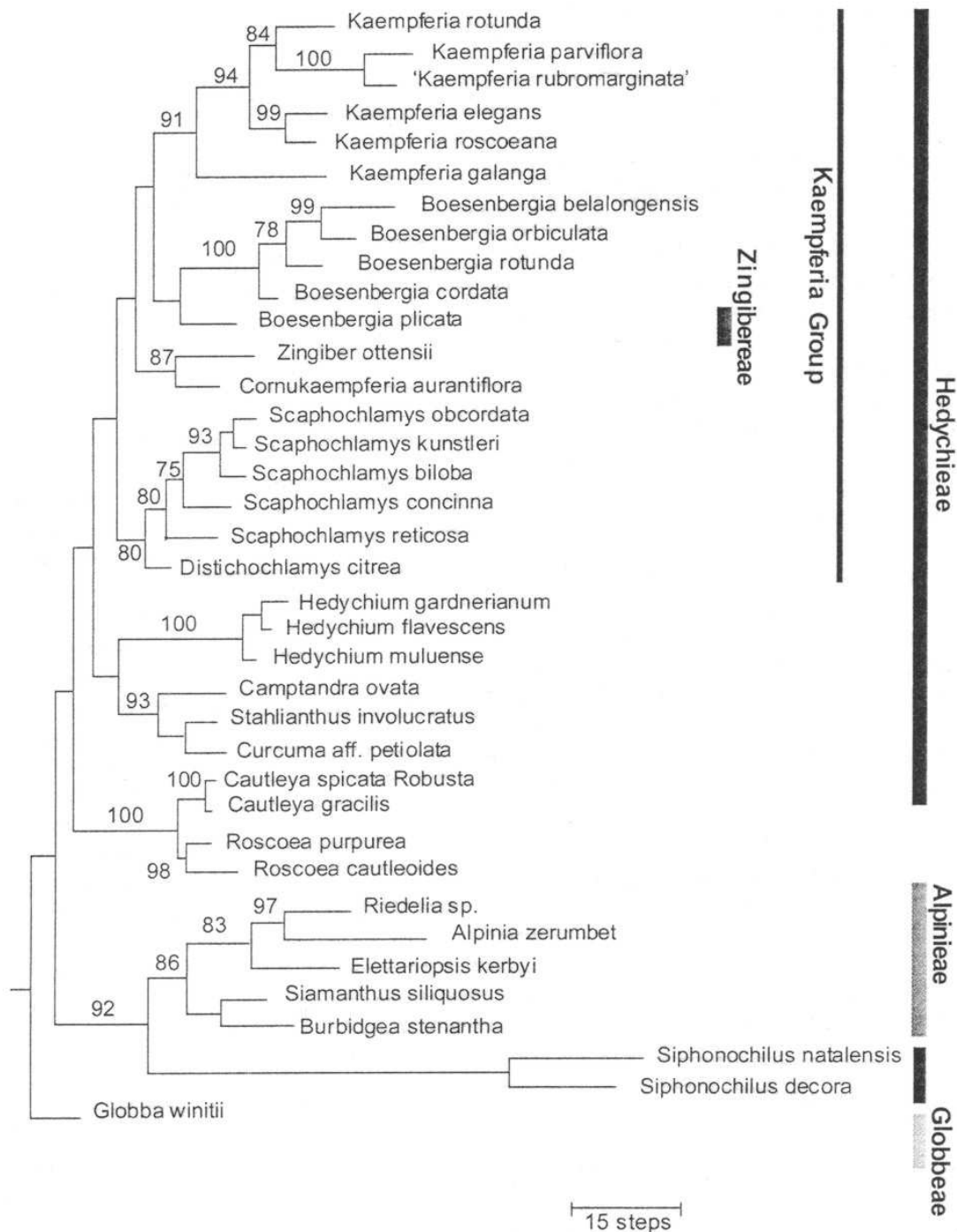
Zingiberoideae / Globbeae: Jahreszeitlich bedingte Ruheperioden. Rhizom fleischig. Ebene der distich beblätterten Laubsprosse parallel zum Rhizom. Extraflorale Nektarien fehlend. Laterale Staminodien petaloid, nicht mit dem Labellum verwachsen und manchmal mit dem Filament verbunden. Labellum mit dem Filament zu einer schmalen Röhre verbunden. Filament kurz bis lang, manchmal bogenförmig. Antherenkamm gespornt oder fehlend. Fruchtknoten 1-fächrig. Plazentation parietal. Kapseln rund und dehiszent.

### **Bekanntes zu einzelnen Taxa**

WOOD, WHITTEN & WILLIAMS (2000) analysieren die Phylogenie von *Hedychium* und verwandten Gattungen mit Hilfe der ITS-Region und 5.8S Zellkern rDNA. Unter den 29 behandelten Arten von *Hedychium* sind fünf der sechs in der vorliegenden Arbeit untersuchten Species. Von den fünf Arten stehen *H. horsfieldii* und *H. muluense* zusammen im Clade I, während sich *H. greenii*, *H. coronarium* und *H. gardnerianum* im Clade IV finden, wobei *H. greenii* und *H. coronarium* näher miteinander verwandt zu sein scheinen als mit *H. gardnerianum*.

SEARLE & HEDDERSON (2000) untersuchen die Phylogenie der Hedychieae mit besonderer Berücksichtigung der *Kaempferia*-Gruppe anhand der ITS-Region der Zellkern rDNA (siehe: Abbildung 2). Von den insgesamt 18 Gattungen aus allen vier Tribus der Zingiberaceae (nach LARSEN et al. 1998), die in der Studie behandelt werden, haben elf in die vorliegende Arbeit Eingang gefunden. Den Ergebnissen zufolge stellen die Alpinieae eine monophyletische Gruppe dar, während die Hedychieae nicht monophyletisch sind, da einerseits die Zingibereae mitten in den Hedychieae platziert sind, und andererseits *Siphonochilus* nicht Teil der Hedychieae ist, sondern in einem eigenen Clade steht als Schwestertaxon zu den Alpinieae. Um die Monophylie der *Kaempferia*-Gruppe aufrecht zu erhalten, müssten *Zingiber* und *Cornukaempferia* in dieselbe integriert werden. Als gesichert gilt weiterhin der

*Distichochlamys-Scaphochlamys*-Clade innerhalb der *Kaempferia*-Gruppe und der *Cautleya-Roscoe*a-Clade in den Hedychieae. Die Untersuchungen von SEARLE & HEDDERSON (2000) zeigen deutliche Parallelen zu den phylogenetischen Studien von KRESS, PRINCE & WILLIAMS (2002) und sprengen die traditionelle systematische Gliederung von LARSEN et al. (1998).

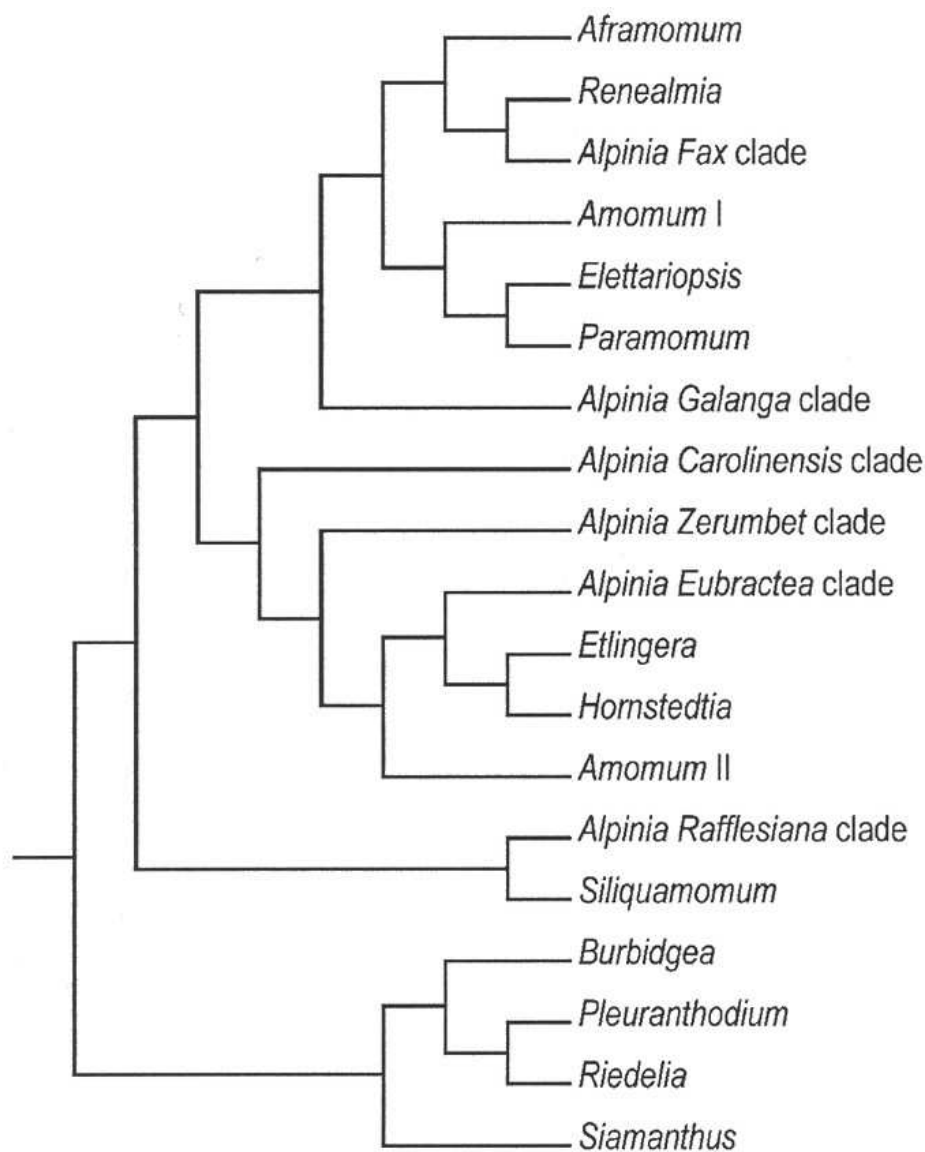


**Abbildung 2: Phylogenie der Hedychieae nach SEARLE & HEDDERSON (2000)**

RANGSIRUJI, NEWMAN & CRONK (2000) studieren die infragenerische Klassifikation von *Alpinia* anhand der ITS-Region der Zellkern rDNA und der *trnL-F*-Region der Chloroplasten DNA. Unter den 57 in der Studie behandelten Arten befinden sich fünf der sieben in der vorliegenden Arbeit untersuchten Species. Von den fünf Arten findet sich *A. purpurata* im *A. eubractea*-Clade, während *A. zerumbet*, *A. malaccensis*, *A. officinarum* und *A. calcarata*

alle im *A. zerumbet*-Clade erscheinen. Innerhalb des *A. zerumbet*-Clades sind *A. calcarata* und *A. officinarum* Schwestertaxa, dann sind beide mit *A. malaccensis* und schließlich mit *A. zerumbet* verbunden.

KRESS et al. (2005) führen weitere molekulare Untersuchungen an der Gattung *Alpinia* anhand von DNA-Sequenzen der Zellkern ITS-Region und der Chloroplasten *matK*-Region durch (siehe: Abbildung 3). In die Studien gehen u.a. Daten von 72 Species der Gattung *Alpinia* und 27 Species anderer Gattungen der Unterfamilie der Alpinioideae ein. Es ergeben sich sechs polyphyletische Clades, in denen Species von *Alpinia* vorkommen und die in der Tribus der Alpinieae verteilt sind. Wiederum fünf der untersuchten Arten sind auch in die vorliegende Arbeit eingegangen. Wie auch bei RANGSIRUJI, NEWMAN & CRONK (2000) stehen *A. calcarata* und *A. officinarum* in unmittelbarer Nähe zueinander und zusammen mit *A. malaccensis* und *A. zerumbet* im *Zerumbet*-Clade, während sich *A. purpurata* im *Eubractea*-Clade wieder findet.



**Abbildung 3: Phylogenie der Alpinioideae nach KRESS et al. (2005)**



PEDERSEN (2004) analysiert die Phylogenie der Alpinioideae mit besonderer Berücksichtigung von *Etlingera* anhand der Zellkern ITS-Region und des Chloroplasten *rps16*-Introns. Die molekularen Ergebnisse stützen weitgehend die Untersuchungen von KRESS, PRINCE & WILLIAMS (2002) bezüglich der Unterfamilie, unterscheiden sich jedoch hinsichtlich der Gattung *Etlingera*, die bei PEDERSEN (2004) eindeutig monophyletisch ist.

XIA, KRESS & PRINCE (2004) untersuchen die Phylogenie von *Amomum* und nah verwandten Gattungen mit Hilfe von DNA-Sequenzen der Zellkern ITS-Region und der Chloroplasten *matK*-Region und vergleichen ihre Ergebnisse mit bestehenden Klassifikationen, die v.a. auf der Morphologie der Antherenanhängsel beruhen. Die molekularen Analysen von XIA, KRESS & PRINCE (2004) zeigen ebenso wie die Studien von KRESS, PRINCE & WILLIAMS (2002), dass *Amomum* polyphyletisch ist, unterteilen die Gattung jedoch in drei anstatt zwei Gruppen. Bei den meisten Species gibt es eine Übereinstimmung zwischen der Zugehörigkeit zu einer der drei Gruppen und dem jeweiligen Fruchttyp und nicht mit der Form der Antherenanhängsel.

WILLIAMS, KRESS & MANOS (2004) studieren die Phylogenie, Evolution und Klassifikation der Gattung *Globba* und der Tribus der Globbeae anhand von DNA-Sequenzen der Zellkern ITS-Region und der Chloroplasten *matK*-Region und vergleichen diese mit der traditionellen infragenerischen Klassifikation aufgrund der Antherenanhängsel. Zusammen mit der etwa 100 Species umfassenden Gattung *Globba* bilden die kleinen Gattungen *Gagnepainia*, *Mantisia* und *Hemiorchis* die Tribus der Globbeae. Die molekularen Ergebnisse von WILLIAMS, KRESS & MANOS (2004) zeigen im Gegensatz zu den Untersuchungen von KRESS, PRINCE & WILLIAMS (2002), dass die Globbeae monophyletisch sind. Des Weiteren ist *Mantisia* monophyletisch, aber mitten in *Globba* platziert, während *Gagnepainia* und *Hemiorchis* beide monophyletisch sind und Schwestertaxa darstellen. Die neue infragenerische Klassifikation von *Globba* umfasst drei Subgenera und sieben Sektionen, wobei *Mantisia* nun formal als Sektion von *Globba* geführt wird. Von den 64 untersuchten Arten von *Globba* sind vier auch in die vorliegende Arbeit eingegangen. Alle vier gehören zur Untergattung *Globba*, wobei *G. atrosanguinea* in die Sektion *Sempervirens* fällt, während *G. marantina*, *G. schomburgkii* und *G. winitii* der Sektion *Globba* angehören.

HARRIS et al. (2006) untersuchen die phylogenetische Stellung von *Aulotandra* innerhalb der Zingiberaceae mit Hilfe der ITS-Region der Zellkern rDNA und der *trnL-F*-Region der Chloroplasten DNA. Ihren Ergebnissen zufolge bildet die madagassische Gattung *Aulotandra* zusammen mit der afrikanischen Gattung *Siphonochilus* eine monophyletische Schwestergruppe zu allen anderen Vertretern der Zingiberaceae. *Aulotandra*, die von KRESS, PRINCE & WILLIAMS (2002) in der Unterfamilie der Alpinioideae in der Tribus der Alpinieae geführt wird, steht somit neben *Siphonochilus* in den Siphonochiloideae bzw. Siphonochileae an der Basis der Zingiberaceae. Abgesehen davon entsprechen die weiteren monophyletischen Gruppen von HARRIS et al. (2006) weitestgehend denjenigen von KRESS, PRINCE & WILLIAMS (2002).

### 1.6.2.2 Costaceae

Die traditionelle Einteilung der Costaceae in die vier Gattungen *Costus*, *Dimerocostus*, *Monocostus* und *Tapeinochilos* erfolgt v.a. aufgrund von Blütenmerkmalen und Bestäubungsbiologie. SPECHT et al. (2001) untersuchen mit Hilfe von Chloroplasten- (*trnK* und *trnL-F*) und Zellkerngenen (ITS) die phylogenetischen Zusammenhänge innerhalb der Costaceae und überprüfen, inwieweit die einzelnen Gattungen monophyletisch sind. Ihre Analysen zeigen, dass *Tapeinochilos*, *Monocostus* und *Dimerocostus* jeweils

monophyletische Linien repräsentieren, während *Costus* polyphyletisch ist. Ferner stellen sie fest, dass der blütenmorphologisch sog. *Cadalvena*-Typ (gekennzeichnet v.a. durch ein breites, ausladendes Labellum) ein plesiomorpher Merkmalskomplex ist und dass sowohl *Tapeinochilos* als auch die Schwestertaxa *Monocostus* und *Dimerocostus* abgeleitete Entwicklungen darstellen.

Besonders aufgrund der deutlichen Polyphylie von *Costus* stellen SPECHT & STEVENSON (2006) eine neue Klassifikation der Costaceae vor (siehe: Abbildung 4). *Tapeinochilos*, *Monocostus* und *Dimerocostus* werden unverändert beibehalten, während *Costus* in vier Gattungen aufgespalten wird, von denen drei neu beschrieben sind (*Cheilocostus*, *Chamaecostus* und *Paracostus*). *Costus* ist nun als Gattung knapper definiert, basierend auf morphologischen Synapomorphien. Innerhalb von *Costus* werden drei informelle Gruppen aufgestellt: eine monophyletische Gruppe um die neuweltlichen *Costus*-Arten, eine monophyletische Gruppe afrikanischer melittophiler (immenblütiger) *Costus*-Arten und eine basale Gruppe afrikanischer *Costus*-Arten. Eine der drei neuen Gattungen (*Paracostus*) existierte bereits als Untergattung (SCHUMANN 1904). *Cheilocostus* enthält einige asiatische Arten und ist ein Schwestertaxon zu *Tapeinochilos*, während *Chamaecostus* zahlreiche neotropischen Species umfasst und als Schwestertaxon neben den Schwestertaxa *Monocostus* und *Dimerocostus* steht. *Paracostus* hingegen ist ein Schwestertaxon zu den Schwestertaxa *Cheilocostus* und *Tapeinochilos*. Von den mehr als 50 in der Untersuchung behandelten Arten der Costaceae sind 11 in die vorliegende Arbeit eingegangen. Dies sind zum einen *Monocostus uniflorus*, *Dimerocostus strobilaceus* und *Tapeinochilos ananassae* aus den drei unverändert beibehaltenen Gattungen, zum anderen *Costus englerianus*, der nun zu *Paracostus* gehört, *Costus malortieanus* und *C. pictus* aus der Gruppe der neuweltlichen *Costus*-Arten, *C. afer*, *C. megalobractea*, *C. deistelii* und *C. lucanusianus* aus der Gruppe afrikanischer melittophiler *Costus*-Arten, wobei jeweils die ersten beiden und die letzten beiden Species näher miteinander verwandt zu sein scheinen, und schließlich *C. letestui* aus der basalen Gruppe afrikanischer *Costus*-Arten.

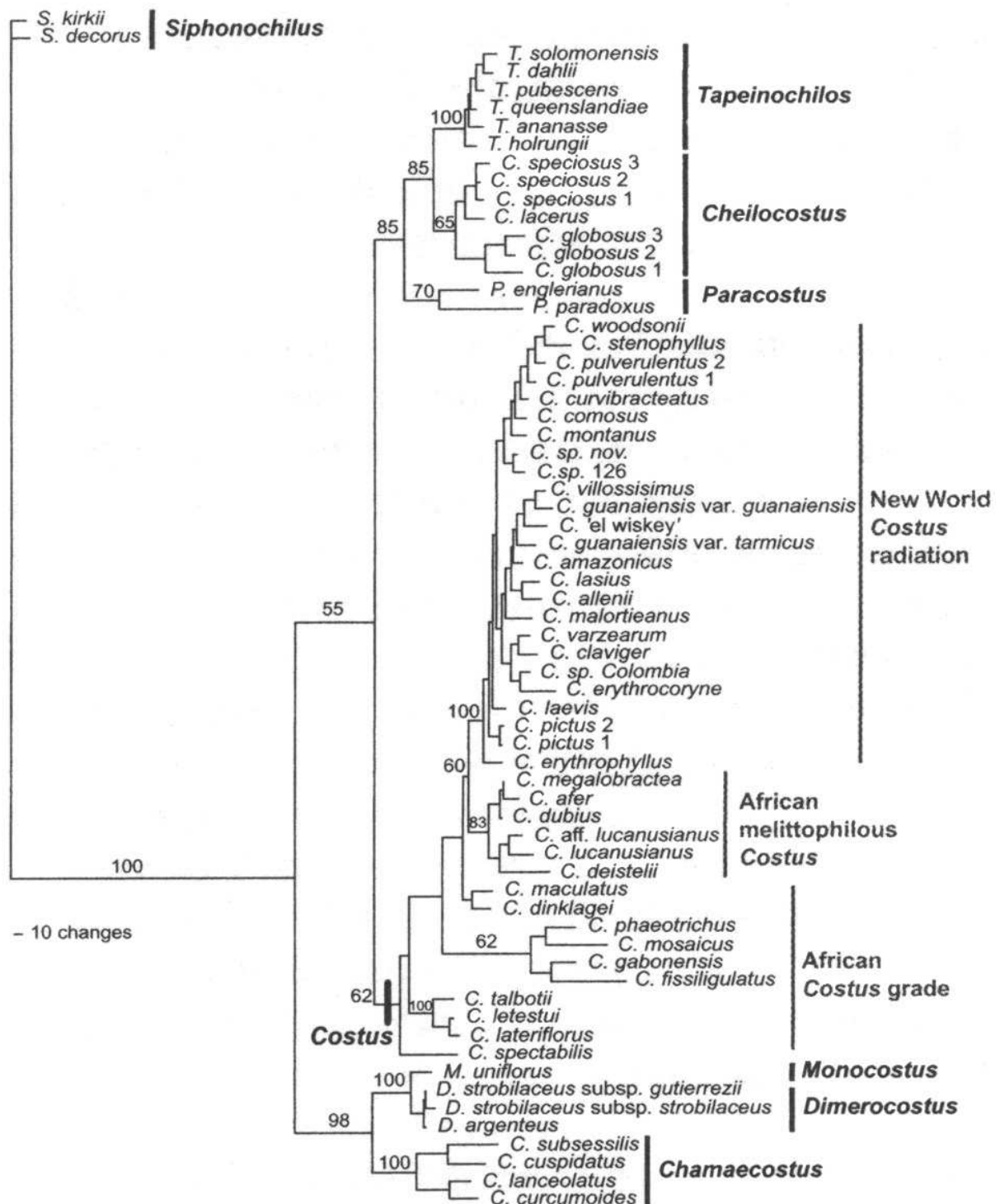


Abbildung 4: Phylogenie der Costaceae nach SPECHT & STEVENSON (2006)

### 1.6.2.3 Marantaceae

Auch die Gliederung der Marantaceae ist nicht zufrieden stellend geklärt. Die von PETERSEN (1889) vorgeschlagene Unterteilung in die beiden Tribus Phryneae (mit drei fertilen Fruchtknotenfächern) und Maranteae (mit einem fertilen Fruchtknotenfach) wird zwar von den meisten späteren Autoren (z.B. SCHUMANN 1902, LOESENER 1930) übernommen. Diese Klassifikation trennt sehr ähnliche Gattungen und wirkt insofern künstlich, als sie nur auf

einem einzigen Merkmal beruht und keine oder nur sehr geringe Korrelationen mit nahezu allen anderen Merkmalen aufweist.

ANDERSSON (1981) kritisiert die bestehende Einteilung, weil die Tribus von PETERSEN (1889) morphologisch heterogen wären und die Eigenschaft des einen fertilen Fruchtknotenfaches vermutlich mehrmals unabhängig voneinander entstanden sei. Er schlägt vor, überwiegend basierend auf blütenmorphologischen Merkmalen, die neotropischen Gattungen in fünf informelle Gruppen (um die Gattungen *Calathea*, *Maranta*, *Myrosoma*, *Monotagma* und *Thalia*) zu gliedern. Weitere Gruppen werden von ANDERSSON in DAHLGREN, CLIFFORD & YEO (1985) definiert, die die paläotropischen, mit *Donax* bzw. *Phrynium* verwandten Gattungen umfassen. 1998 zieht ANDERSSON seine inzwischen als künstlich erachtete *Monotagma*-Gruppe wieder ein. *Thalia* und ein paar andere Gattungen können den aufgestellten Gruppen nicht zugeordnet werden. Nachdem die Daten für viele paläotropische Gattungen noch unzureichend sind, räumt ANDERSSON (1998) ein, dass es bis dato keine Basis für eine formale Klassifikation der gesamten Familie gibt. Er gruppiert die Gattungen nach offensichtlichen Ähnlichkeiten und aufgrund verfügbarer Daten, wie unvollständig diese auch sein mögen. Es resultieren fünf vorläufige informelle Gruppen und einige Gattungen, die als Incertae Sedis aufgeführt werden. Die in die vorliegende Arbeit eingegangenen Gattungen sind wiederum unterstrichen.

- **Phrynium-Gruppe:** Ataenidia, Monophrynium, Phacelophrynium, Phrynium, Stachyphrynium
- **Calathea-Gruppe:** Calathea, Ischnosiphon, Monotagma, Pleiostachya, Sanblasia
- **Donax-Gruppe:** Donax, Hypselodelphys, Megaphrynium, Sarcophrynium, Schumannianthus, Trachyphrynium
- **Maranta-Gruppe:** Afrocalathea, Koernickanthe, Maranta, Marantochloa, Monophyllanthe
- **Myrosoma-Gruppe:** Ctenanthe, Hylaeanthe, Myrosoma, Saranthe, Stromanthe
- Incertae Sedis: Cominsia, Halopegia, Haumania, Thalia, Thaumatococcus

Die informellen Gruppen nach ANDERSSON (1998) werden v.a. aufgrund von morphologischen Merkmalen der Blütenstände und Blüten wie folgt charakterisiert:

*Phrynium*-Gruppe: Zymen (cymules) mit kurzen (brachyblastic) bis etwas verlängerten Achsen. Zwischenblätter (interphylls) gewöhnlich vorhanden. Brakteolen (bracteoles) fehlend. Kronröhre (kurz bis) mittellang (bis lang). (1-)2 äußere Staminodien.

*Calathea*-Gruppe: Zymen mit kurzen Achsen. Zwischenblätter gewöhnlich (*Calathea*) oder manchmal vorhanden. Brakteolen gewöhnlich vorhanden. Kronröhre lang bis sehr lang. 1 äußeres Staminodium.

*Donax*-Gruppe: Zymen mit ± langen (dolichoblastic) Achsen. Zwischenblätter fehlend. Brakteolen vorhanden (klein und drüsig). Kronröhre kurz (bis mittellang). 2 äußere Staminodien.

*Maranta*-Gruppe: Zymen mit ± langen Achsen. Zwischenblätter fehlend. Brakteolen fehlend oder rudimentär. Kronröhre mittellang bis lang. Gewöhnlich 2 äußere Staminodien.

*Myrosoma*-Gruppe: Zymen mit weniger kurzen (subbrachyblastic) bis langen Achsen. Zwischenblätter fehlend. Brakteolen fehlend oder vorhanden. Kronröhre kurz oder sehr kurz. Gewöhnlich 2 äußere Staminodien.

ANDERSSON & CHASE (2001) untersuchen in ihrer sowohl auf molekularen (Chloroplasten-DNA-Sequenz *rps16*) als auch auf morphologischen Daten basierenden kladistischen Analyse (siehe: Abbildung 5), ob die Tribus von PETERSEN (1889) und die informellen Gruppen von ANDERSSON (1998) monophyletisch sind, ob derzeit anerkannte Gattungen natürliche Gruppen darstellen und ob die geschlussfolgerte Phylogenie kombiniert mit Verbreitungsmustern etwas über die Entwicklungsgeschichte der Familie vermuten lässt.

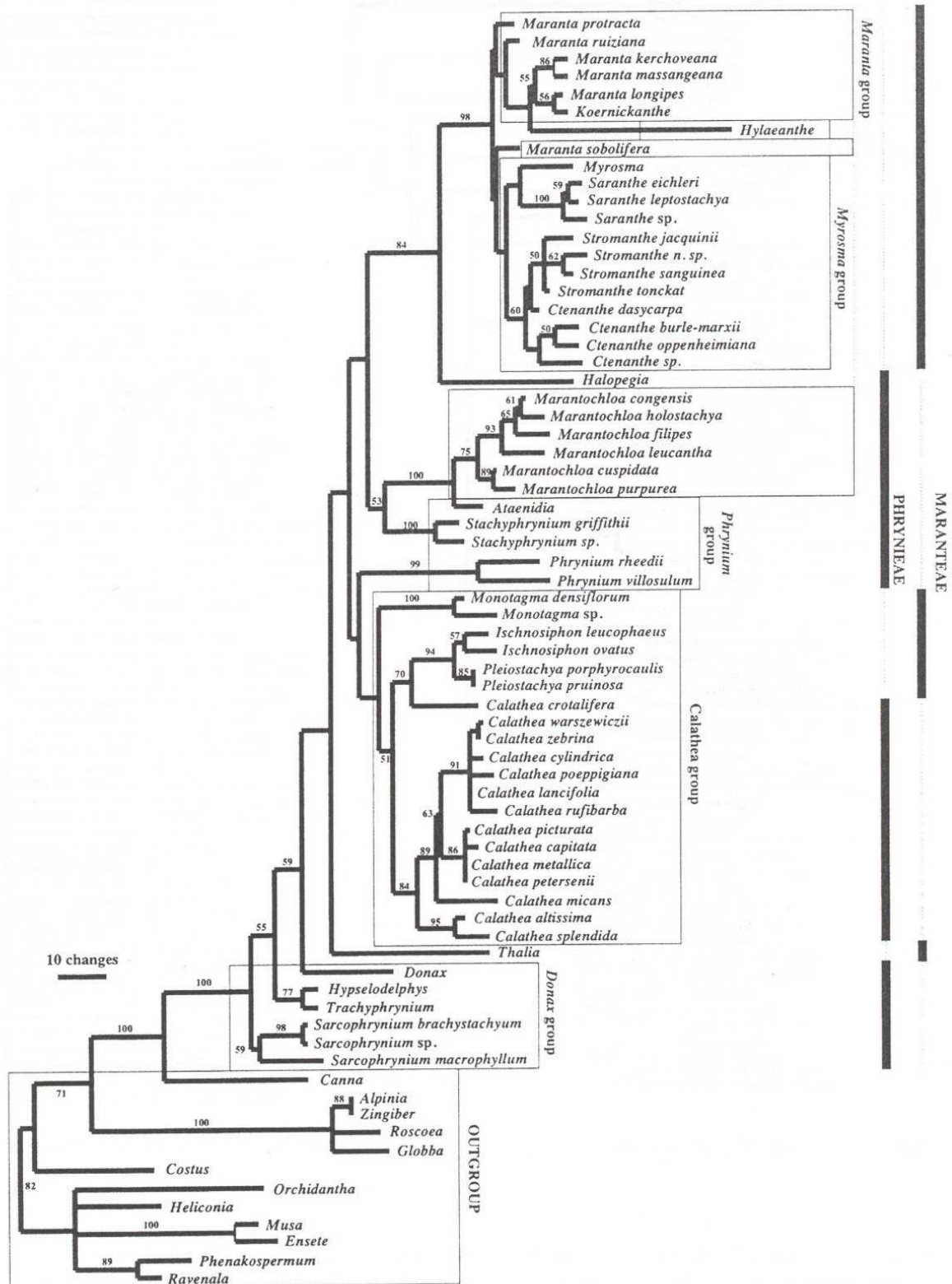


Abbildung 5: Phylogenie der Marantaceae nach ANDERSSON & CHASE (2001)

Die Daten bestätigen ANDERSSONS (1981) Annahme, dass PETERSENS (1889) Tribus keine natürlich Gruppen darstellen. Ferner geben sie Aufschluss darüber, dass das Merkmal des einen fertilen Fruchtknotenfaches mehrmals unabhängig von dem der drei fertilen Fruchtknotenfächer entstanden ist. Nur eine der von ANDERSSON (1998) aufgestellten informellen Gruppen, die *Calathea*-Gruppe, scheint monophyletisch zu sein. Die *Donax*-Gruppe ist paraphyletisch und nimmt innerhalb der Marantaceae eine basale Stellung ein. *Maranta*-, *Myrosoma*- und *Phrynium*-Gruppe sind mehr oder weniger deutlich polyphyletisch. Die Gattungen *Calathea*, *Ctenanthe* und *Maranta* haben vermutlich ebenfalls keinen monophyletischen Ursprung. Die an Marantaceae relativ artenarme, aber morphologisch diverse Flora Afrikas kommt am wahrscheinlichsten als Ursprungsgebiet der Marantaceae in Frage. Damit bestätigt die phylogenetische Studie, was auch schon ANDERSSON (1981) postulierte. ANDERSSON & CHASE (2001) räumen ein, dass ihre Untersuchungen keine Unterteilung der Familie in natürliche Einheiten zulässt, geben aber auch zu bedenken, dass die ziemlich geringe Anzahl an Gattungen eine Unterteilung nicht unbedingt nötig macht.

Die molekularen Analysen über die Phylogenie und Klassifikation der Marantaceae von PRINCE & KRESS (2006) beruhen auf drei Chloroplasten-DNA-Sequenzen (*trnL-F*, *matK*, *trnK*) von 80 Species aus 27 Gattungen (siehe: Abbildung 6). Ihren Ergebnissen zufolge scheinen vier der untersuchten Gattungen (*Calathea*, *Marantochloa*, *Phrynium* und *Schumannianthus*) nicht monophyletisch zu sein. Ferner ergeben sich fünf Clades um die Gattungen *Calathea*, *Donax*, *Maranta*, *Stachyphrynium* und *Sarcophrynium*. Kombiniert mit morphologischen Merkmalen der Brakteolen, Kronröhre, Staminodien und Früchte stellen PRINCE & KRESS folgende informelle Klassifikation vor (Die in die vorliegende Arbeit eingegangenen Gattungen sind wiederum unterstrichen):

- ***Calathea*-Clade:** *Calathea*, *Haumania*, *Ischnosiphon*, *Pleiotachya*, *Monotagma*
- ***Donax*-Clade:** *Cominsia*, *Donax*, *Phacelophrynium*, *Phrynium*, *Schumannianthus dichotomus*, *Thalia*
- ***Maranta*-Clade:** *Ctenanthe*, *Halopegia*, *Hylaeanthus*, *Koernickanthe*, *Maranta*, *Myrosoma*, *Saranthe*, *Schumannianthus virgatus*, *Stromanthe*
- ***Stachyphrynium*-Clade:** *Afrocalathea*, *Ataenidia*, *Marantochloa*, *Stachyphrynium*
- ***Sarcophrynium*-Clade:** *Hypselodelphys*, *Megaphrynium*, *Sarcophrynium*, *Thaumatococcus*, *Trachyphrynium*
- Taxa unbekannter Zugehörigkeit: *Monophrynium*, *Monophyllanthe*, *Sanblasia*

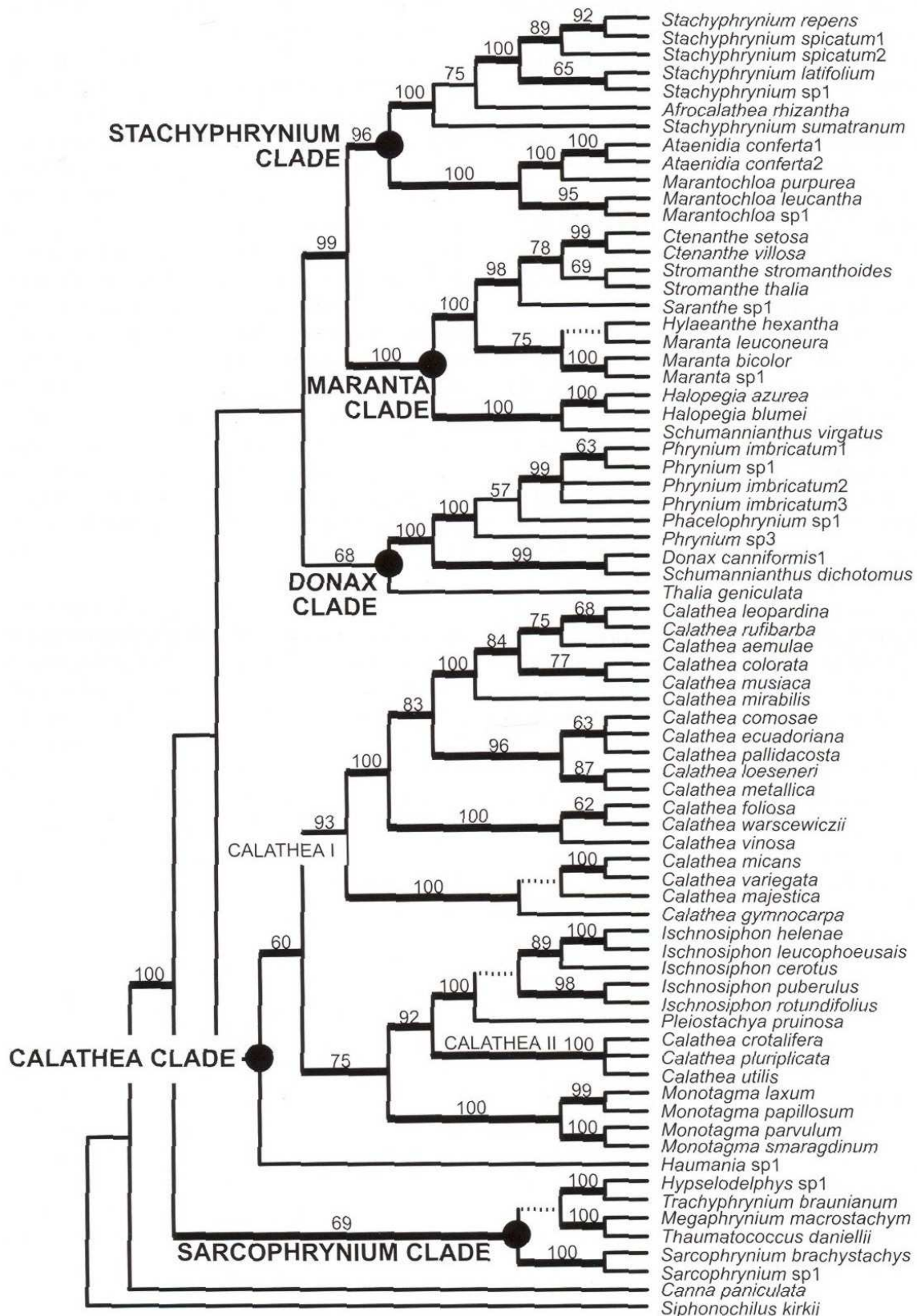


Abbildung 6: Phylogenie der Marantaceae nach PRINCE & KRESS (2006)



Der *Sarcophrynium*-Clade steht an der Basis und ist Schwestertaxon zu den zwei Hauptästen des Kladogramms, von denen der erste der *Calathea*-Clade ist, und der zweite aus den drei verbleibenden Gruppen besteht. Im zweiten Hauptast ist der *Donax*-Clade Schwestertaxon zu den Schwestertaxa *Maranta*- und *Stachyphrynium*-Clade. Werden die in die vorliegende Arbeit eingegangenen Gattungen genauer betrachtet, so fällt auf, dass die bei ANDERSSON (1998) als Incertae Sedis geführten Gattungen *Halopegia*, *Thalia* und *Thaumatococcus* nun im *Maranta*-, *Donax* und *Sarcophrynium*-Clade angesiedelt sind und *Ataenidia* sehr eng mit *Marantochloa* verbunden ist. *Donax* steht nicht mehr mit *Hypselodelphys* und *Sarcophrynium* in einer Gruppe, und *Maranta* findet sich anstatt mit *Marantochloa* mit *Ctenathe* und *Stromanthe* im selben Clade.

#### 1.6.2.4 Cannaceae

PRINCE & KRESS (<http://www.botany2001.org/section12/abstracts/111.shtml>) untersuchen mithilfe von Zellkern- und Chloroplasten-DNA-Sequenzen (ITS und *rpl16*) von 22 Pflanzen, die sieben weit gefasste Species repräsentieren, die Artabgrenzungen innerhalb der Cannaceae. Unter den in die Studie eingegangenen Arten finden sich u.a. *C. indica*, *C. flaccida*, *C. paniculata* und *C. tuerckheimii*, die auch in die vorliegende Arbeit mit einbezogen worden sind. Thema aktueller Forschung der Autoren ist neben der Artabgrenzung auch die Phylogenie der Cannaceae. Ergebnisse sind meines Wissens noch nicht veröffentlicht.

## 1.7 Entstehung, Bau und Funktion der Monokotylen-Wurzel mit besonderer Berücksichtigung der Zingiberales

Die Primärwurzel der Samenpflanzen entsteht aus dem Wurzelpol des Embryos. Die übrigen Wurzeln sind endogenen Ursprungs und gehen aus Wurzelpremordien hervor, die im Inneren von anderen Wurzeln oder Sprossen angelegt werden. Bei der für die Monokotylen charakteristischen sekundär homorrhizen Bewurzelung ist die Primärwurzel gewöhnlich kurzlebig und wird durch ein System sprossbürtiger Wurzeln ersetzt. Im Gegensatz zu den meisten Monokotylen haben die Strelitziaceae und Cannaceae relativ langlebige und verzweigte Primärwurzeln, während diese bei den anderen Familien der Zingiberales vergleichsweise schwach ausgebildet sind und stets unverzweigt bleiben (TILLICH 1995). Manchmal bildet bereits der Embryo sprossbürtige Wurzeln aus (GUTTENBERG 1968). Diese können anstelle einer Keimwurzel, oder wie GATIN (1906, 1908 zitiert nach GUTTENBERG 1968) bei *Ensete* entdeckte, zusätzlich zur Radicula auftreten.

Die Wurzeln setzen sich aus Cortex und Zentralzylinder zusammen. Werden die einzelnen Schichten von außen nach innen betrachtet, besteht der Cortex aus Rhizodermis, Exodermis, Rindenparenchym und Endodermis, der Zentralzylinder aus Perizykel, Leitgeweben und Markparenchym.

Die Hauptfunktionen der Wurzeln bestehen in der Verankerung der Pflanze im Boden, der Wasser- und Nährstoffaufnahme über die Wurzelhaare aus dem Substrat, der Reservestoffspeicherung und der Leitung von Wasser und Assimilaten. Bei den Zingiberales kommen einige spezialisierte Wurzeln vor, die neben den Haupt- noch Sonderfunktionen übernehmen. Stütz- oder Stützwurzeln (z.B. bei *Hornstedtia*, *Geostachys* und *Scaphochlamys*) können das horizontale Rhizomsystem in Ausnahmefällen in einer Höhe bis zu einem Meter über dem Boden halten (BELL 1994). Atemwurzeln werden von KARSTEN (1891 zitiert nach

GUTTENBERG 1968) bei *Ravenala* beschrieben. Diese Pneumatophoren treten in den Blattachsen und gleichmäßig verteilt am Scheinstamm auf. Bei Epiphyten (wie z.B. *Costus letestui*) haben die Wurzeln die Aufgabe der Verankerung auf einer anderen Pflanze. Speicherwurzeln (z.B. bei *Cautleya*, *Curcuma* und *Roscoea* und einigen Marantaceae) sind knollenförmige verdickte Organe, die zusätzlich zu den unverdickten Wurzeln der vermehrten Stärkespeicherung dienen. In Verbindung mit Pilzen kann es zur Bildung einer VA-Mykorrhiza kommen (z.B. bei *Alpinia*, *Cautleya* und *Roscoea*). Kletter- und Zugwurzeln hingegen sind bei den Zingiberales nicht bekannt.

### 1.7.1 Rhizodermis

Die Rhizodermis ist in der Regel einschichtig ausgebildet und stellt das primäre Abschlussgewebe der Wurzel dar. Sie bildet zahlreiche dünnwandige Wurzelhaare, die die absorbierende Oberfläche vergrößern und der Aufnahme von Wasser und der darin gelösten Nährstoffe dienen. Im Gegensatz zur Rhizodermis der Dikotylen, die meist früh abstirbt, ist die der Monokotylen gewöhnlich dauerhaft, da diese in der Regel kein sekundäres Dickenwachstum aufweisen, kann aber bei älteren Wurzeln gelegentlich auch absterben. Die Basen der Rhizodermiszellen sind im Wurzelquerschnitt häufig leicht radial gestreckt. Die Zellwände einer persistierenden Rhizodermis können in alten Wurzeln verdickt sein. Die Wurzelhaare sind in manchen Fällen (z.B. bei *Aframomum daniellii*) lang und dicht miteinander verwoben, sodass sich ein mehrschichtiger Wurzelhaarfilz um die Wurzel legt. Ferner können sich die Wurzelhaare gabeln, wenn sie auf ein Hindernis stoßen, wobei die Gabelungen meist erst in einiger Entfernung von den Basen der Rhizodermiszellen auftreten (z.B. bei *Stromanthe jacquinii*). Die Ausbildung eines Velamens aus mehreren Schichten abgestorbener Rhizodermiszellen unterbleibt bei den Zingiberales.

### 1.7.2 Exodermis

Die Exodermis ist ebenfalls ein primär angelegtes Gewebe, das unterhalb der Rhizodermis liegt und nach deren Absterben als sekundäres Abschlussgewebe die Schutzfunktion übernimmt. Die Exodermis tritt in zwei verschiedenen Formen auf. Bei der meist einschichtigen Kurzzellenexodermis wechseln Kurz- und Langzellen oft regelmäßig miteinander ab, bei der meist mehrschichtigen sog. einheitlichen Exodermis fehlt die Ausbildung von Kurzzellen. Die vielschichtigen einheitlichen Exodermen gibt es nur bei den Monokotylen, u.a. bei den Zingiberales (GUTTENBERG 1968). Der Beginn der Suberinisierung der Exodermis hängt u.a. damit zusammen, inwieweit die Rhizodermis noch funktionsfähig ist oder nicht, fängt diese an abzusterben, setzt die Verkorkung der Exodermis ein. Die Verkorkung schützt den basalen Wurzelabschnitt gegen Wasser- und Nährstoffverlust, verhindert aber auch die Wasser- und Nährstoffaufnahme. Durch die Ausbildung einer Intermediärzone (z.B. bei *Hedychium gardnerianum*), in der sich die Suberinisierung nur schrittweise vollzieht, wird ein allmählicher Übergang zwischen Wasseraufnahme und Abdichtung der Wurzel gewährleistet. Seltener bleibt die subrhizodermale Schicht dauerhaft unverkorkt, sodass nur die tiefer gelegenen Schichten der Exodermis eine Suberinisierung erfahren (wie z.B. bei *Canna indica* und *Ensete*) (GUTTENBERG 1968). Die Exodermis kann sowohl ein- als auch mehrschichtig sein. Ihre Zellen sind im Querschnitt meist eckig und mehr oder weniger radial gestreckt. Sie schließen lückenlos aneinander, d.h. sie bilden keine Interzellularen. Die Zellen der einzelnen Schichten können alternieren oder in radialen Reihen angeordnet sein, wobei sie dann einem Periderm ähnlich werden (GUTTENBERG 1968). Die Zellwände der Exodermis sind suberinisiert und weisen oft Verstärkungen auf, die entweder gleichmäßig aufgelagert werden oder nur die äußeren bzw. die inneren Tangentialwände

betreffen und sich mehr oder weniger weit von außen nach innen bzw. von innen nach außen auf die Radialwände erstrecken können.

### 1.7.3 Rindenparenchym

Den überwiegenden Teil des Cortexes nimmt das Rindenparenchym ein. Es besteht gewöhnlich aus großlumigen, dünnwandigen Zellen und zahlreichen Interzellularen. Meist steigt die Zellgröße von innen nach außen an und nimmt nahe der Exodermis wieder ab. Nahe der Endodermis sind die Zellen oftmals sehr regelmäßig in radialen Reihen bzw. konzentrischen Kreisen angeordnet, wobei im Querschnittsbild meist vier Zellen einen kleinen Interzellularraum umschließen. Im übrigen Rindenparenchym sind die Zellen radial aufeinander folgender Schichten mehr oder weniger deutlich alternierend und umfassen meist zu dreien einen Interzellularraum. Die Zellen des Rindenparenchyms erscheinen im Querschnitt abgerundet oder eckig und eher leicht radial, nahe der Endodermis häufig auch leicht tangential gestreckt.

Die Zellen des Rindenparenchyms sind meist in Längsrichtung der Wurzel gestreckt, in Reihen angeordnet und durch zahlreiche Tüpfel miteinander verbunden, daher ist es sehr wahrscheinlich, dass die Wurzelrinde neben dem Leitsystem des Zentralzylinders auch an der Nährstoffleitung beteiligt ist (GUTTENBERG 1968).

Zur besseren Durchlüftung des Wurzelgewebes v.a. bei Pflanzen, die an sehr feuchten Standorten vorkommen (z.B. *Thalia*), werden neben den normalen Interzellularräumen oftmals zusätzlich Lakunen angelegt, sodass das Rindenparenchym die Funktion eines Aerenchyms übernimmt. Die Lakunen entstehen lysigen, können relativ klein und unregelmäßig gestaltet sein, als radial verlaufende Risse das Rindenparenchym durchziehen oder auch nahezu das gesamte Rindenvolumen einnehmen, sodass das verbleibende Parenchym im Querschnitt wie die Speichen eines Rades erscheint.

Im äußeren Rindenparenchym kann es zur Bildung eines tertiären Abschlussgewebes kommen. Dieses sog. Periderm besteht aus Korkzellen, die nach Reembryonalisierung von Parenchymzellen von diesen nach außen abgegeben und deren Wände suberinisiert werden. So entsteht ein sekundär angelegtes, meist mehrschichtiges, interzellularenfreies Gewebe aus Korkzellen, die dünnwandig und regelmäßig radialreihig angeordnet sind. Korkbildung tritt v.a. bei älteren Wurzeln auf, aber auch nach äußeren Verletzungen von jüngeren Wurzeln als Wundverschluss oder gelegentlich beim Entspringen von Seitenwurzeln. Kork kann die primär angelegten Abschlussgewebe ersetzen, wenn diese abzusterben beginnen. Meist ist die Korkbildung jedoch so gering, dass die Exodermis erhalten bleibt.

Zur Erhöhung der Stabilität wird bei einigen Gattungen bzw. Familien ein ein- oder mehrschichtiger Sklerenchymzylinder angelegt, der sowohl im äußeren Rindenparenchym als auch im inneren, d.h. um die Endodermis ausgebildet werden kann. Die Zellwände sind stark verdickt und verholzt, z.T. bis zur völligen Reduktion des Zelllumens, die Schichtung im Zellwandaufbau ist meist deutlich erkennbar. Die Zellwandverstärkungen sind im Querschnitt bei dem im äußeren Rindenparenchym gelegenen Sklerenchymring gewöhnlich gleichmäßig, bei dem um die Endodermis angeordneten entweder gleichmäßig oder auch u-förmig, wodurch der Eindruck einer mehrschichtigen Endodermis entstehen kann. Die häufige Ausbildung von mechanischen Hohlzylindern im äußeren Cortex hilft der Wurzel, dem Bodendruck standzuhalten. Die Verholzung des inneren Rindengewebes erhöht u.a. die Zugfestigkeit der Wurzel in Längsrichtung. Außerdem schützen die Verstärkungen von innerer Rinde, Endodermis und Perizykel den Zentralzylinder vor einer möglichen

Kontraktion, die durch die starke Saugspannung seiner Gefäße hervorgerufen wird (GUTTENBERG 1968).

Die Wurzelrinde dient des Weiteren der Reservestoffspeicherung. Dies kann sowohl in unverdickten Wurzeln als auch in speziellen Speicherwurzeln der Fall sein. Bei Speicherwurzeln ist es meist eine starke Zunahme des Rindenparenchyms, die den um ein Vielfaches erhöhten Durchmesser der Wurzel ausmacht (z.B. bei *Cautleya* und *Roscoea*). Der Durchmesser des Zentralzylinders bleibt dabei im Vergleich zu nicht knollenförmig verdickten Wurzeln mehr oder weniger unverändert. Bei den meisten Arten ist es somit hauptsächlich das vergrößerte Rindenparenchym der Speicherwurzeln, das als Ort der Stärkespeicherung dient.

#### **1.7.4 Endodermis**

Die Endodermis ist das innere Abschlussgewebe der Wurzelrinde und wirkt als physiologische Scheide, indem sie zwei Gewebekomplexe unterschiedlicher Funktion trennt. Sie ist einschichtig, abgesehen von den Stellen, an denen sich einzelnen Endodermiszellen tangential geteilt haben. Die Zellen der Endodermis schließen lückenlos aneinander, sind meist tangential gestreckt, sie können aber auch im Querschnitt nahezu quadratisch oder leicht radial gestreckt sein, weisen eine Suberinlamelle auf und besitzen im voll ausdifferenzierten Zustand meist eine charakteristische Wandverdickung. Diese Verstärkungen tragen u.a. zur Erhöhung der Zugfestigkeit der Wurzel bei.

Es können primäre, sekundäre und tertiäre Endodermen unterschieden werden. Bei Primärendodermen sind die Zellwände unverdickt, die Suberinlamelle beschränkt sich auf den Casparyschen Streifen, der an den Quer- und Radialwänden der Zelle verläuft, wodurch der apoplastische Weg für den Wasser- und Nährstofftransport versperrt wird. Primäre Endodermen treten bei jungen Wurzeln auf, bleiben aber manchmal auch in voll ausdifferenzierten Wurzeln erhalten (z.B. bei *Thalia*).

Sekundärendodermen zeichnen sich dadurch aus, dass sich die Suberinlamelle auf die gesamte Zellwand erstreckt. Werden zusätzlich noch Zelluloselamellen aufgelagert, die häufig verholzen, handelt es sich um eine Tertiärendodermis. Die einzelnen am Aufbau der Zellwand beteiligten Schichten sind oft gut erkennbar. Die Zellwandverdickung kann alle Wände gleichmäßig erfassen (O-Typ), oder vorwiegend auf die innere Tangentialwand und die Radialwände beschränkt sein (U-Typ), wobei hier die Verstärkung in der Regel nach außen hin schwächer wird. Greift die Verstärkung schließlich doch auf die äußere Tangentialwand über, so wird diese stets weniger stark verdickt als die innere. Der Grad der Verdickung ist sehr variabel und reicht von kaum verstärkten Zellwänden bis zu einer nahezu vollständigen Verdrängung des Zelllumens, wobei die Tüpfelung häufig erkennbar bleibt. Die Bildung von Sekundär- und Tertiärendodermen beginnt gewöhnlich gegenüber den Phloempolen. Die Wände einzelner, dem Xylem gegenüberliegender, sog. Durchlasszellen, können über eine längere oder kürzere Intermediärzone im primären Zustand verbleiben. Die Speicherwurzeln entwickeln ebenfalls in der Regel keine sekundären und tertiären Endodermen.

#### **1.7.5 Perizykel**

Der Perizykel ist die normalerweise einschichtige, selten zwei- bis mehrschichtige äußere Begrenzung des Zentralzylinders. Bei der Entstehung von Seitenwurzeln kann gegenüber den Xylempolen verstärkte Zellteilungsaktivität im Perizykel beobachtet werden, wodurch er in diesen Bereichen im Querschnitt mehrschichtig erscheint. Die Zellwände des Perizykels

bleiben meist dünnwandig, können aber bei einzelnen oder auch bei allen Zellen gewöhnlich gleichmäßig verdickt werden und verholzen. Dies erhöht wiederum die Zugfestigkeit der Wurzel in Längsrichtung. Bei den Zingiberales ist der Perizykel durchgehend und wird nicht von Xylemprimanen unterbrochen.

### 1.7.6 Leitgewebe

Das zentrale Leitsystem der Wurzel ist radiär gebaut und dient der Wasser-, Nährstoff- und Assimilatleitung, sowie der mechanischen Festigung der Wurzel. Die Elemente des Xylems sind im Querschnitt mehr oder weniger sternförmig angeordnet und die Leptomstränge durch Parenchym getrennt in den Buchten zwischen den Hadromstrahlen platziert, d.h. sehr oft schließen zwei Hadromstrahlen an eine große Metaxylemtrachee an, sodass dadurch ein Leptomstrang v-förmig umschlossen wird. Die umgekehrte Anordnung, dass zwei Leptomstränge einen Hadromstrahl u-förmig umfassen, kommt deutlich seltener vor. Xylem- und Phloempole liegen peripher im Zentralzylinder, die Differenzierung der Leitelemente erfolgt zentripetal, das Leitsystem ist exarch. Bei den Zingiberales können zwei Typen der Anordnung der Leitelemente unterschieden werden. Meist sind Xylem- und Phloemelemente ringförmig im Zentralzylinder arrangiert und umschließen ein deutlich ausgeprägtes zentrales Markgewebe. Die Leitelemente der Musaceae und Strelitziaceae hingegen sind gewöhnlich über den gesamten Querschnitt des Zentralzylinders zerstreut angeordnet.

Je nach Anzahl der Xylem- und Phloempole finden sich bei den Zingiberales nur einzelne oligoarche Wurzeln (z.B. bei *Roscoea alpina* mit 8-9 Xylem- und Phloempolen), der überwiegende Teil ist polyarch z.T. mit bis zu mehr als 60 Xylem- und Phloempolen (z.B. bei *Ravenala madagascariensis*).

Das für die Leitung der Assimilate verantwortliche Phloem besteht aus einer Vielzahl an Leptomen, die sich aus Siebröhren und ihren Geleitzellen zusammensetzen. Es kann bei den Zingiberales entweder als kleine im Querschnitt rundliche Leptominselfen peripher liegen, sich radial ausdehnen und daher weiter in den Zentralzylinder hinein reichen oder sich in mehrere mehr oder weniger radial angeordnete, aber alle demselben Phloempol entstammende Stränge aufgliedern. Diese können je eine oder auch mehrere Siebröhren enthalten und im Querschnitt rund oder länglich und über den gesamten Zentralzylinder verteilt sein.

Das wasser- und nährstoffleitende Xylem setzt sich aus Tracheiden, Tracheen und dem umgebenden Parenchym zusammen. Bei den Zingiberales liegen für gewöhnlich die größten Metaxylemtracheen am weitesten zentralwärts. Selten ist zu beobachten, dass innerhalb des Rings der großen Tracheen vereinzelt kleinere Xylemelemente platziert sind (z.B. bei *Zingiber zerumbet*). Bei manchen Species (z.B. bei *Musa basjoo*) finden sich in einzelnen Wurzeln durch Thyllenbildung verschlossene Tracheen. Hierbei wächst das paratracheale Kontaktparenchym blasenförmig durch die Tüpfel in die Lumina hinein. Thyllenbildung dient der Reservestoffspeicherung oder kann auch eine Reaktion auf Verletzung oder Infektion der Gefäße sein. Die Tracheen haben im Allgemeinen leiterförmig durchbrochene Endplatten, einfache bei manchen Marantaceae und sowohl einfache als auch leiterförmig durchbrochene bei anderen Marantaceae, Cannaceae, Costaceae und Musaceae (DAHLGREN, CLIFFORD & YEO 1985).

Häufig kommt es zu einer Verholzung des Xylemparenchyms, wobei sich die Zellwände der direkt den Metaxylemtracheen anliegenden Zellen oftmals nicht verdicken, sodass zwischen den Hadromelementen und dem Sklerenchym eine dünnwandige, in der Regel aus einer Zelllage bestehende Schicht erhalten bleibt. Die Verdickung und Verholzung des

Xylemparenchyms beginnt meist zwischen den Tracheen und kann sich bei alten Wurzeln bis zum Perizykel erstrecken, wodurch die dünnwandigen Leptomstränge vor Deformationen geschützt werden, v.a. wenn zudem noch Perizykel und Endodermis verstärkt sind, sodass die Leptomstränge von allen Seiten von verholztem Gewebe umgeben werden. Die Stele wird durch die Verholzung des Xylemparenchyms zum mechanischen Hohlzylinder, oder wenn das Markparenchym ebenfalls verholzt zum Vollzylinder, dem außen versteifende Rippen ansetzen. Derartige Konstruktionen sind sowohl zug- als auch biegungs- und druckfest (GUTTENBERG 1968).

### 1.7.7 Markparenchym

Das Markparenchym liegt im Zentrum des Zentralzylinders und ist gewöhnlich als homogenes Gewebe ausgebildet. Die mögliche aber nicht zwingende Verholzung des Markparenchyms erfolgt entweder nur ringförmig oder erst ringförmig und dann zerstreut, d.h. nachdem ein Sklerenchymring im Xylemparenchym angelegt worden ist, zieht sich dieser irisblendenartig zusammen oder es finden sich bereits relativ früh einzelne verholzte Zellen im ansonsten noch unverholzten Markgewebe. Selten befinden sich um das dünnwandige Markparenchym Zellen, deren äußere Tangentialwände und, von außen nach innen schwächer werdend, auch deren Radialwände verstärkt sind (z.B. bei *Costus longibracteolatus*). Bei Wurzeln, deren gesamter Querschnitt des Zentralzylinders von zerstreut liegenden Hadrom- und Leptomsträngen und dem begleitenden Parenchym eingenommen wird, unterbleibt die Ausbildung eines Markparenchyms ebenso wie bei Wurzeln mit sehr geringem Durchmesser. Das Zentrum des Zentralzylinders wird bei letzteren von Tracheen und Xylemparenchym ausgefüllt.

Bei Speicherwurzeln kann neben dem Durchmesser des Cortexes ausnahmsweise auch der des Zentralzylinders stark vergrößert sein (wie z.B. bei *Curcuma roscoeana*), sodass die Stärkespeicherung in diesem Fall sowohl im Rinden- als auch im Markparenchym erfolgt.

### 1.7.8 Zellinhaltsstoffe

Zu den lichtmikroskopisch erfassbaren Zellinhaltsstoffen gehören u.a. Stärke, Kristalleinschlüsse und Gerbstoffe, ferner können Ölzellen auftreten. Bei den Zingiberales finden sich oftmals Stärkekörner v.a. im Rinden- und Markparenchym. Diese können einfach oder zusammengesetzt sein. Ihre Form variiert zwischen eckig, rund und länglich. Raphidenbündel aus Ca-Oxalat kommen nur bei den Familien der „Bananen-Gruppe“ im Rindenparenchym vor, den Vertretern der „Ingwer-Gruppe“ fehlen sie vollständig. Andere Ca-Oxalat-Kristalle gibt es als Gries, dicke Nadeln und polygonale unregelmäßig geformte Quader. Sie können bei allen Familien der Zingiberales auftreten und befinden sich hauptsächlich im Rindenparenchym, seltener auch im Zentralzylinder. Tannine sind Gerbstoffe, die häufig sowohl im Cortex als auch im Zentralzylinder der Wurzeln anzutreffen sind. Wenige Arten sind arm an Tanninen, andere besitzen mehrschichtige Gewebe wie z.B. Exodermen, in denen jede Zelle mit Tanninen gefüllt ist. Die Gerbstoffe kommen überwiegend intrazellulär, gelegentlich aber auch interzellulär vor. Ausschließlich bei den Zingiberaceae finden sich in der Regel Ölzellen im Cortex. Diese sind im Längsschnitt gut erkennbar, da sie sehr kurz sind im Gegensatz zu den gewöhnlich in Längsrichtung der Wurzel deutlich gestreckten parenchymatischen Cortexzellen. Die Zellwände der Ölzellen sind nach TOMLINSON (1969) stets suberinisiert und in jeder Ölzelle befindet sich ein lichtbrechendes Körperchen (refractive body).

## 1.8 Literatur zum Bau der Wurzeln der Zingiberales

In den Beiträgen von ROSS (1883) über die Anatomie einiger abnorm gebauter Monokotylenwurzeln werden mehrere Arten von *Musa*, *Strelitzia*, *Ravenala* und *Heliconia* betrachtet. Er beschreibt die Unterschiede sowohl von Cortex als auch Zentralzylinder, wobei letzterer besondere Beachtung findet, und hebt hervor, dass *Heliconia* v.a. in der Anordnung der Leitelemente von der übrigen drei Gattungen deutlich abweicht.

REINHARDT (1885) untersucht die leitenden Gewebe einiger anomal gebauter Monokotylenwurzeln, darunter drei Species der Musaceae und eine von *Strelitzia*. Er beschreibt den Bau des Zentralzylinders, sein Hauptaugenmerk liegt jedoch auf der Frage, inwieweit die leitenden Gewebe durch Bildung von Anastomosen miteinander in Verbindung stehen. Bei den untersuchten *Musa*- bzw. *Strelitzia*-Arten verlaufen Hadrom- und Leptomstränge in Längsrichtung der Wurzel fast parallel zueinander. Anastomosen zwischen benachbarten Gefäßen oder benachbarten Leptomsträngen sind selten, ebenfalls die Verschmelzung zweier Leptomstränge miteinander. Durch Lücken im verholzten Grundgewebe des Zentralzylinders kommunizieren hingegen Leptomstränge häufiger mit dem Holzparenchym der Gefäße.

Bei FUTTERER (1896) werden einige Vertreter der Zingiberaceae s.l. einer genaueren anatomischen Analyse unterzogen. Bei manchen der untersuchten Arten, darunter Species von *Hedychium*, *Roscoea*, *Curcuma*, *Alpinia*, *Zingiber*, *Globba* und *Costus*, finden sich Beschreibungen der Wurzelanatomie. FUTTERER betont die in radialen Reihen und konzentrischen Kreisen angelegten Zellen des inneren Rindenparenchyms, die meist nicht oder schwach u-förmig verdickten Zellen der Endodermis und das Vorhandensein eines Markparenchyms bei dicken, bzw. das Fehlen desselben bei dünnen Wurzeln.

SOLEREDER & MEYER (1930) beschreiben in ihrer Arbeit über die systematische Anatomie der Monokotyledonen u.a. die Wurzelstruktur einiger Species der Zingiberales und tragen darüber hinaus eine Reihe von Ergebnissen anderer Autoren zusammen. Aus eigener Untersuchung der Musaceae s.l. finden sich Angaben zu *Ensete*, *Ravenala*, *Strelitzia* und *Orchidantha*, wobei sie erwähnen, dass mit Tanninen gefüllte Zellen einzig bei *Orchidantha* fast ausschließlich im Zentralzylinder auftreten, während sie bei den anderen Arten auch im Cortex meist reichlich anzutreffen sind. Sie zitieren des weiteren MEYER (1925), der in Schnittserienuntersuchungen von *Strelitzia* festgestellt hat, dass es zahlreiche Anastomosen jeweils zwischen zentralen Siebsträngen, Tracheen bzw. zentralen und peripheren Siebsträngen gibt und widersprechen damit REINHARDT (1885). Bei den Zingiberaceae s.l. werden *Alpinia*, *Globba*, *Hedychium*, *Kaempferia* und *Zingiber* analysiert. Bei *Globba* ist auch der Aufbau der im Wesentlichen aus Wurzelmasse bestehenden Bulbillen der Blütenregion beschrieben. Die Cannaceae werden von den Marantaceae gesondert und äußerst kurz betrachtet. Bei den Marantaceae werden Arten von *Calathea*, *Ctenanthe* und *Maranta* angeführt. Besondere Erwähnung finden die verzweigten Wurzelhaare von *Ctenanthe luschnathiana*, die sogar zeichnerisch dargestellt sind, wobei aus der Zeichnung nicht ersichtlich ist, ob es sich um echte Verzweigungen oder um Gabelungen der Wurzelhaare handelt. Außerdem halten die Autoren fest, dass der innerhalb der Familie für gewöhnlich ausgebildete Sklerenchymring im äußeren Cortex bei Vertretern von *Maranta* nur andeutungsweise oder überhaupt nicht vorhanden ist. Schließlich werden die Wurzelanschwellungen der Speicherwurzeln genauer untersucht, wobei SOLEREDER & MEYER feststellen, dass die Anzahl der Xylem- und Phloempole innerhalb ein und derselben Wurzel

oberhalb, im Bereich der Verdickung und unterhalb der Anschwellung verschieden sein kann, während sie in unverdickten Wurzeln konstant bleibt.

WEBER (1958) untersucht die Entstehung und den Bau der distalen Wurzelanschwellungen von *Calathea macrosepala*. Die Verdickung beruht nicht nur auf einer Vergrößerung des Rindenvolumens, sondern bezieht sich auch auf eine starke Ausweitung des Zentralzylinders, in dem ein umfangreiches Markgewebe ausgebildet wird. Die Stärkespeicherung erfolgt v.a. im inneren Cortex. Die Endodermis der verdickten Speicherwurzel erfährt keine Verstärkung, die Leitelemente sind im Vergleich zur unverdickten Wurzel deutlich vermehrt und es treten zahlreiche Seitenwurzeln im Bereich der Verdickung auf.

RIOPEL & STEEVES (1964) untersuchen und beschreiben die Anatomie und Entwicklung der Wurzeln von *Musa acuminata* cv. Gros Michel. Besondere Beachtung finden die lysigenen Lakunen im Cortex und die sehr großen Metaxylemtracheen und Phloemstränge im inneren der Stele. Weitere Themen der Studie sind der Bau des Wurzelmeristems und die Differenzierung der leitenden Gewebe im Zentralzylinder.

TOMLINSON (1969) studiert ausführlich die Anatomie von Blatt, Spross und Wurzel der einzelnen Familien der Zingiberales, veranschaulicht seine Ergebnisse mithilfe zahlreicher Abbildungen und bestätigt anhand dieser anatomischen Untersuchungen seine früheren phylogenetischen Überlegungen (TOMLINSON 1962). Bei den Musaceae fällt auf, dass sich *M. coccinea* in der Blattanatomie deutlich von den übrigen Vertretern der Familie unterscheidet und hierin vielmehr den Species der Heliconiaceae gleicht. Die Luftwurzeln von *Phenakospermum* und *Ravenala* zeichnen sich durch eine ringförmige Anordnung der Leitelemente im Zentralzylinder aus und unterscheiden sich dadurch von den Bodenwurzeln der Strelitziaceae, deren Leitelemente über den gesamten Querschnitt des Zentralzylinders verteilt sind (siehe: 1.7.6).

Die Untersuchung von CARLQUIST & SCHNEIDER (1998) über die Gefäße der Lowiaceae zeigt, dass sich Tracheen mit langen, leiterartig durchbrochenen Perforationsplatten nicht nur in den Wurzeln, sondern auch im Rhizom von *Orchidantha maxillarioides* finden lassen. Der Grad der Spezialisierung der Perforationsplatten korreliert mit den nassen Standortverhältnissen der Species und gleicht der ursprünglicher Familien der Monokotylen, die in sumpfige Habitaten vorkommen. Die Merkmale der Gefäße legen eine basale Stellung der Lowiaceae innerhalb der Zingiberales nahe.

In der Literatur von weit mehr als 100 Jahren findet sich insgesamt wenig über die Wurzelanatomie der Zingiberales. Selbst in umfangreicheren Arbeiten wird die Anatomie der Wurzeln weitgehend vernachlässigt. Vermutlich geschieht dies aufgrund der verbreiteten Annahme, dieser Teil der Pflanze wäre zu einheitlich im Aufbau, als dass er Aufschluss über verwandtschaftliche Beziehungen geben könnte. Eine Vielzahl kleinerer anatomisch-morphologischer Studien beschäftigt sich vornehmlich mit dem Bau der Blüten und der oberirdischen Vegetationsorgane. Die Studienobjekte scheinen eher zufällig ausgewählt, die Wurzeln finden kaum Beachtung und die anatomische Fachterminologie wird uneinheitlich verwendet. Es existieren folglich keine mit einheitlichen Methoden erarbeiteten Untersuchungen über die Wurzelanatomie aller Familien der Zingiberales, deren Ergebnisse miteinander vergleichbar wären. Darüber hinaus fehlen detaillierte Zeichnungen, die zur Veranschaulichung der Merkmalsvielfalt unbedingt nötig sind.



## 1.9 Literatur zum Bau der Wurzeln anderer Monokotylen

KUTSCHERA-MITTER (1982) entwirft einen Bestimmungsschlüssel für acht Familien der Monokotylen (Amaryllidaceae, Cyperaceae, Iridaceae, Juncaceae, Juncaginaceae, Liliaceae, Orchidaceae und Poaceae), der es erlaubt zahlreiche Gattungen bzw. Arten Mitteleuropas anhand von Wurzelquerschnitten zu bestimmen.

SCHULZE (1989) untersucht 62 Arten der Gattung *Iris* mit Hilfe der Wurzelanatomie und stellt fest, dass Besonderheiten im Bau der Endodermis, des Perizykels sowie der Exodermis brauchbare Merkmale für die Systematik der Gattung liefern.

Die ausführlichen Studien von SEUBERT (1996, 1997, 1998) über die Anatomie der Palmenwurzeln zeigen nachdrücklich die systematische Aussagekräftigkeit dieses Merkmalbereichs bei den Monokotylen. SEUBERT untersucht nicht nur Abschlussgewebe, Cortex und Zentralzylinder, sondern auch Pneumatophoren, Wurzeldornen und Tuberkel. Sie diagnostiziert anhand von Wurzelquer- und -längsschnitten eine beachtliche Variationsbreite an Merkmalen, kann anhand dieser einzelne Gattungen oder Gattungsgruppen unterscheiden und diese wiederum zu höheren verwandtschaftlichen Kategorien zusammenfassen.

Durch die anatomischen Untersuchungen an den Hanguanaceae bestätigen SILL (1997) und TILICH & SILL (1999) eindeutig die postulierte Trennung der Hanguanaceae von den Flagellariaceae, u.a. auch aufgrund der Wurzelanatomie. *Hanguana* und *Flagellaria* unterscheiden sich hierin sehr deutlich, v.a. im äußeren Cortex, der Endodermis und im Zentralzylinder.

KAUFF, RUDALL & CONRAN (2000) studieren die Wurzelanatomie der Asparagales und einiger verwandter monokotyler Ordnungen v.a. bezüglich der dimorphen, d.h. aus langen und kurzen Zellen bestehenden Rhizodermis bzw. Hypodermis und zeigen mit Hilfe dieser Merkmale verwandtschaftliche Zusammenhänge sowohl unter den einzelnen Ordnungen als auch innerhalb der Asparagales auf.

In der Studie von HOFREITER & TILICH (2002) über die Wurzelanatomie der Commelinaceae gelingt es, die insgesamt 19 untersuchten Gattungen anhand von Wurzelquerschnitten zu identifizieren. In vielen Fällen ist es möglich Gruppen von Subgenera oder sogar einzelne Arten mit Hilfe des Bestimmungsschlüssels direkt zu bestimmen. HOFREITER & TILICH räumen jedoch ein, dass die Merkmalsverteilung meist keine Übereinstimmung mit anerkannten Tribus und Subtribus zeigt.

Die Merkmalskomplexe, die die Anatomie der Monokotylenwurzeln liefern, wurden bisher offensichtlich zu Unrecht vernachlässigt und sind vermutlich von größerer Bedeutung für die Systematik, als bisher angenommen. Es besteht daher Bedarf an ausführlichen anatomischen Studien in diesem Bereich.

## 1.10 Ökologische Anpassungen der Wurzeln an den Standort

Bei der Beurteilung von einzelnen Merkmalen ist zu beachten, inwieweit Anpassungen an bestimmte Standorttypen die systematischen Zusammenhänge überlagern.

Werden nah verwandte Arten mit unterschiedlicher Wuchsform, nämlich stammbildend bzw. nicht stammbildend (bei den Zingiberales handelt es sich teilweise auch um Scheinstämme), miteinander verglichen, so muss berücksichtigt werden, dass stammbildende Vertreter stärker sklerenchymatisierte Wurzel aufweisen können, da die mechanische Beanspruchung eine wesentlich höhere ist als bei krautigen Species. Die Verholzung gibt in diesen Fällen keine Auskunft über den Grad der Verwandtschaft, sondern dient der Pflanze in erster Linie zur sicheren Befestigung im Boden.

Auch bei ausgesprochenen Sumpfpflanzen ist eine gewisse Vorsicht geboten, wenn es um die Ausbildung von Aerenchymen in der Wurzelrinde geht. In diesen Fällen sind die Durchlüftungsgewebe zwingend notwendig, um zu gewährleisten, dass die Wurzeln im wassergesättigten Substrat nicht an Sauerstoffmangel leiden. Die Bildung von Lakunen im Cortex ist hier als eine Anpassung an den Standort zu werten.

Auch die Mächtigkeit der Wurzelrinde wird weitgehend durch das umgebende Milieu bestimmt. Der Rindenanteil der Wurzel ist auf nassen Böden größer als auf trockenen, da bei nassem Substrat zahlreichere und größere Interzellularräume gebildet werden (GUTTENBERG 1968).

## 1.11 Zu klärende Fragestellungen

Selbst in bewährten systematischen Arbeitsgebieten wie der Morphologie und Anatomie der Pflanzen ist vieles noch nicht hinreichend untersucht. Dazu zählt auch der Wurzelaufbau zahlloser Taxa.

Die wurzelanatomischen Studien sollen einen Beitrag zur Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Ordnung der Zingiberales leisten. Es gilt zu untersuchen, welche spezifischen Merkmale die Wurzelanatomie liefert, wie diese innerhalb der Familien verteilt sind, sowie ihren systematischen Wert zu prüfen. Ferner ist zu klären, ob und auf welchem Niveau die verschiedenen Taxa der Ordnung anhand der zu erwartenden Merkmalsvielfalt im Bereich der Wurzelanatomie geschlüsselt werden können. Bei den pantropisch verbreiteten Gruppen soll auch berücksichtigt werden, ob sich die wurzelanatomischen Merkmale der jeweiligen Vertreter auf den verschiedenen Kontinenten unterschiedlich entwickelt haben.

Die Abgrenzung der acht Familien gegeneinander gilt als gesichert, aber insbesondere bei der Umgrenzung der einzelnen Tribus bzw. informellen Gruppen innerhalb der beiden großen Familien Zingiberaceae und Marantaceae gibt es noch keine allgemein anerkannte systematische Gliederung. Bei den Costaceae ist ferner umstritten, ob die Familie in vier oder sieben Gattungen unterteilt wird. Es soll näher beleuchtet werden, ob die Wurzelanatomie Hinweise liefern kann, die die traditionellen oder neuen molekularen Klassifikationen der Familien stützen oder diesen widersprechen. Außerdem soll geprüft werden, ob die Gattungen mit unklarem verwandtschaftlichem Anschluss, aufgrund der wurzelanatomischen Merkmale, in eine der vorgeschlagenen Tribus bzw. informellen Gruppen gestellt werden können. Über

den Verwandtschaftsgrad der einzelnen Familien zueinander, v.a. der basalen „Bananen-Gruppe“, bestehen ebenfalls Differenzen. Auch hier kann die Anatomie der Wurzeln evtl. hilfreiche Anhaltspunkte liefern.

## 2 Material und Methodik

Von den insgesamt 126 Arten aus allen acht Familien der Ordnung Zingiberales wurden Dauerpräparate von Wurzelquer- und -längsschnitten, Fotos und Zeichnungen von den Präparaten und Herbarbelege der Pflanzen angefertigt.

### 2.1 Material

Für die vorliegenden Untersuchungen standen folgende, in Tabelle 1 aufgeführte Pflanzen zur Verfügung. Bis auf *Ataenidia conferta* und *Hypselodelphys scandens*, die mir gepresst und getrocknet zusammen mit in FAA fixiertem Wurzelmaterial freundlicherweise von T. Franke und L. Beenken aus Kamerun mitgebracht wurden, werden alle Pflanzen im Botanischen Garten München (BGM) kultiviert und können anhand der von mir vergebenen Sammelnummern und soweit vorhanden der Eingangsnummern des BGM identifiziert werden.

Die Unterteilung der Zingiberaceae in Tribus erfolgt nach LARSEN et al. (1998) (siehe: 1.6.2.1), die Gliederung der Marantaceae in informelle Gruppen bezieht sich auf ANDERSSON (1998) (siehe: 1.6.2.3). Bei den Costaceae liegt die traditionelle Einteilung in vier Gattungen zugrunde.

| Artname   | Familie        | Tribus/<br>Gruppe | Sammel-<br>nummer | Eingangs-<br>nummer |
|---|----------------|-------------------|-------------------|---------------------|
| <i>Musa acuminata</i> Colla                           | Musaceae       |                   | Sill #26          | 94/3093c            |
| <i>Musa basjoo</i> Siebold                            | Musaceae       |                   | Sill #66          |                     |
| <i>Musa coccinea</i> Andrews                          | Musaceae       |                   | Sill #116         | 99/2444             |
| <i>Musa x paradisiaca</i> subsp. <i>seminifera</i> L. | Musaceae       |                   | Sill #65          |                     |
| <i>Musa rosacea</i> Jacq.                             | Musaceae       |                   | Sill #25          | 95/422              |
| <i>Musa textilis</i> Neé                              | Musaceae       |                   | Sill #64          |                     |
| <i>Musa uranoscopus</i> Colla                         | Musaceae       |                   | Sill #118         | 99/1395             |
| <i>Musa velutina</i> H. Wendl. & Drude                | Musaceae       |                   | Sill #27          |                     |
| <i>Musella lasiocarpa</i> (Franch.) C. Y. Wu          | Musaceae       |                   | Sill #106         | 93/3010             |
| <i>Phenakospermum guyanense</i> (Rich.) Miq.          | Strelitziaceae |                   | Sill #119         |                     |
| <i>Ravenala madagascariensis</i> J. F. Gmel.          | Strelitziaceae |                   | Sill #70          |                     |
| <i>Strelitzia nicolai</i> Regel & K. Koch             | Strelitziaceae |                   | Sill #68          |                     |
| <i>Strelitzia reginae</i> Banks                       | Strelitziaceae |                   | Sill #69          |                     |
| <i>Orchidantha borneensis</i> N. E. Br.               | Lowiaceae      |                   | Sill #52          | 94/1307w            |
| <i>Orchidantha fimbriata</i> Holtum                   | Lowiaceae      |                   | Sill #113         |                     |
| <i>Orchidantha maxillarioides</i> K. Schum.           | Lowiaceae      |                   | Sill #51          |                     |
| <i>Heliconia bihai</i> L.                             | Heliconiaceae  |                   | Sill #67          |                     |
| <i>Heliconia episcopalis</i> Vell.                    | Heliconiaceae  |                   | Sill #85          | 95/3237w            |
| <i>Heliconia hirsuta</i> L.                           | Heliconiaceae  |                   | Sill #40          | 97/3479w            |
| <i>Heliconia indica</i> 'Spectabilis' Lam.            | Heliconiaceae  |                   | Sill #99          |                     |
| <i>Heliconia latispatha</i> Benth.                    | Heliconiaceae  |                   | Sill #101         |                     |
| <i>Heliconia mariae</i> Hook. f.                      | Heliconiaceae  |                   | Sill #100         |                     |
| <i>Heliconia metallica</i> Planch. & Linden           | Heliconiaceae  |                   | Sill #81          |                     |
| <i>Heliconia pendula</i> Wawra                        | Heliconiaceae  |                   | Sill #84          |                     |
| <i>Heliconia psittacorum</i> L.                       | Heliconiaceae  |                   | Sill #117         | 99/2435             |
| <i>Heliconia rostrata</i> Ruiz & Pav.                 | Heliconiaceae  |                   | Sill #30          |                     |
| <i>Heliconia stricta</i> Huber                        | Heliconiaceae  |                   | Sill #11          |                     |
| <i>Heliconia wagneriana</i> Petersen                  | Heliconiaceae  |                   | Sill #102         |                     |
| <i>Cautleya robusta</i> Baker                         | Zingiberaceae  | Hedychieae        | Sill #111         |                     |
| <i>Curcuma longa</i> L.                               | Zingiberaceae  | Hedychieae        | Sill #55          |                     |

| Artname   | Familie       | Tribus/<br>Gruppe | Sammel-<br>nummer | Eingangs-<br>nummer |
|---|---------------|-------------------|-------------------|---------------------|
| <i>Curcuma roscoeana</i> Wall.                                      | Zingiberaceae | Hedychieae        | Sill #114         |                     |
| <i>Distichochlamys orlowii</i> K. Larsen & M. F. Newman             | Zingiberaceae | Hedychieae        | Sill #128         | 96/4465             |
| <i>Hedychium angustifolium</i> Roxb.                                | Zingiberaceae | Hedychieae        | Sill #23          |                     |
| <i>Hedychium coronarium</i> J. König                                | Zingiberaceae | Hedychieae        | Sill #83          |                     |
| <i>Hedychium gardnerianum</i> Roscoe                                | Zingiberaceae | Hedychieae        | Sill #92          |                     |
| <i>Hedychium greenii</i> W. W. Sm.                                  | Zingiberaceae | Hedychieae        | Sill #9           |                     |
| <i>Hedychium horsfieldii</i> R. Br. ex Wall.                        | Zingiberaceae | Hedychieae        | Sill #2           | 96/611              |
| <i>Hedychium muluense</i> R. M. Sm.                                 | Zingiberaceae | Hedychieae        | Sill #12          | 97/534              |
| <i>Kaempferia galanga</i> L.  | Zingiberaceae | Hedychieae        | Sill #32          |                     |
| <i>Kaempferia rotunda</i> L.  | Zingiberaceae | Hedychieae        | Sill #31          |                     |
| <i>Roscoeia alpina</i> Royle  | Zingiberaceae | Hedychieae        | Sill #107         |                     |
| <i>Roscoeia cautleoides</i> Gagnep.                                 | Zingiberaceae | Hedychieae        | Sill #108         |                     |
| <i>Roscoeia humeana</i> Balf. f. & W. W. Sm.                        | Zingiberaceae | Hedychieae        | Sill #109         |                     |
| <i>Roscoeia purpurea</i> Sm.  | Zingiberaceae | Hedychieae        | Sill #110         |                     |
| <i>Scaphochlamys polyphylla</i> (K. Schum.) B. L. Burtt & R. M. Sm. | Zingiberaceae | Hedychieae        | Sill #104         | 94/1303             |
| <i>Scaphochlamys subbiloba</i> (Burkill ex Ridl.) Holtum            | Zingiberaceae | Hedychieae        | Sill #103         | 92/861              |
| <i>Gagnepainia godefroyi</i> K. Schum.                              | Zingiberaceae | Globbeae          | Sill #54          | 71/163              |
| <i>Globba atrosanguinea</i> Teijsm. & Binn.                         | Zingiberaceae | Globbeae          | Sill #14          |                     |
| <i>Globba marantina</i> L.  | Zingiberaceae | Globbeae          | Sill #13          | 93/452              |
| <i>Globba schomburgkii</i> Hook. f.                                 | Zingiberaceae | Globbeae          | Sill #18          | 97/1827             |
| <i>Globba winitii</i> C. H. Wright                                  | Zingiberaceae | Globbeae          | Sill #19          | 92/3757w            |
| <i>Zingiber spectabile</i> Griff. Roscoe ex Sm.                     | Zingiberaceae | Zingibereae       | Sill #78          |                     |
| <i>Zingiber zerumbet</i> Roscoe ex Sm.                              | Zingiberaceae | Zingibereae       | Sill #62 & 63     |                     |
| <i>Aframomum daniellii</i> K. Schum.                                | Zingiberaceae | Alpinieae         | Sill #53          | 97/432              |
| <i>Aframomum sceptrum</i> K. Schum.                                 | Zingiberaceae | Alpinieae         | Sill #122         | 98/1467w            |
| <i>Alpinia calcarata</i> Roscoe                                     | Zingiberaceae | Alpinieae         | Sill #61          |                     |
| <i>Alpinia elwesii</i> Turill                                       | Zingiberaceae | Alpinieae         | Sill #77          |                     |
| <i>Alpinia malaccensis</i> Roscoe                                   | Zingiberaceae | Alpinieae         | Sill #86          | 73/3159             |
| <i>Alpinia officinarum</i> Hance                                    | Zingiberaceae | Alpinieae         | Sill #16          |                     |
| <i>Alpinia purpurata</i> K. Schum.                                  | Zingiberaceae | Alpinieae         | Sill #105         | 97/827w             |
| <i>Alpinia sanderae</i> Hort. Sander                                | Zingiberaceae | Alpinieae         | Sill #29          |                     |
| <i>Alpinia zerumbet</i> (Pers.) B. L. Burtt & R. M. Sm.             | Zingiberaceae | Alpinieae         | Sill #87          |                     |
| <i>Amomum</i> sp. Roxb.   | Zingiberaceae | Alpinieae         | Sill #124         | 97/2352w            |
| <i>Burbridgea schizocheila</i> Hort.                                | Zingiberaceae | Alpinieae         | Sill #17          |                     |
| <i>Elettaria cardamomum</i> Maton                                   | Zingiberaceae | Alpinieae         | Sill #15          |                     |
| <i>Etlingera elatior</i> (Jack) R. M. Sm.                           | Zingiberaceae | Alpinieae         | Sill #98          |                     |
| <i>Renealmia thyrsoides</i> Poepp. & Endl.                          | Zingiberaceae | Alpinieae         | Sill #20          | 95/3670w            |
| <i>Siamanthus siliquosus</i> K. Larsen & J. Mood                    | Zingiberaceae | Alpinieae         | Sill #127         | 00/3033w            |
| <i>Costus afer</i> Ker Gawl.  | Costaceae     |                   | Sill #79          |                     |
| <i>Costus deistellii</i> K. Schum.                                  | Costaceae     |                   | Sill #28          | 95/479              |
| <i>Costus englerianus</i> K. Schum.                                 | Costaceae     |                   | Sill #97          | 73/1111             |
| <i>Costus letestui</i> Pellegr.                                     | Costaceae     |                   | Sill #96          | 94/3092             |
| <i>Costus longibracteolatus</i> Maas                                | Costaceae     |                   | Sill #5           | 95/1292w            |
| <i>Costus lucanusianus</i> J. Braun & K. Schum.                     | Costaceae     |                   | Sill #94          |                     |
| <i>Costus malortieanus</i> H. Wendl.                                | Costaceae     |                   | Sill #21          | 94/256              |
| <i>Costus megalobracteata</i> K. Schum.                             | Costaceae     |                   | Sill #95          | 79/444              |
| <i>Costus pictus</i> D. Don. ex Lindl.                              | Costaceae     |                   | Sill #1           | 97/654              |
| <i>Costus spiralis</i> Roscoe                                       | Costaceae     |                   | Sill #8           | 96/2291             |
| <i>Costus spec.</i>   | Costaceae     |                   | Sill #7           | 97/985              |
| <i>Costus spec.</i>   | Costaceae     |                   | Sill #115         |                     |
| <i>Dimerocostus strobilaceus</i> Kuntze                             | Costaceae     |                   | Sill #6           | 95/1293w            |

| Artname  | Familie     | Tribus/<br>Gruppe | Sammel-<br>nummer | Eingangs-<br>nummer |
|--|-------------|-------------------|-------------------|---------------------|
| subsp. <i>appendiculatus</i> Maas  |             |                   |                   |                     |
| <i>Monocostus uniflorus</i> (Poepp. ex Petersen) Maas<br>apud Punt           | Costaceae   |                   | Sill #80          | 81/3511             |
| <i>Tapeinochilos ananassae</i> K. Schum.                                     | Costaceae   |                   | Sill #121         | 99/430              |
| <i>Tapeinochilos spectabilis</i> K. Schum.                                   | Costaceae   |                   | Sill #88          | 85/2971             |
| <i>Ataenidia conferta</i> (Benth.) Milne.Redh.                               | Marantaceae | <i>Phrynium</i>   | Sill #125         |                     |
| <i>Calathea applicata</i> Jacob-Makoy ex E. Morren                           | Marantaceae | <i>Calathea</i>   | Sill #41          |                     |
| <i>Calathea bachemiana</i> E. Morren   | Marantaceae | <i>Calathea</i>   | Sill #44          |                     |
| <i>Calathea cylindrica</i> K. Schum.   | Marantaceae | <i>Calathea</i>   | Sill #3           |                     |
| <i>Calathea lietzei</i> E. Morren  | Marantaceae | <i>Calathea</i>   | Sill #46          |                     |
| <i>Calathea majestica</i> (Linden) H. A. Kenn.                               | Marantaceae | <i>Calathea</i>   | Sill #43          | 92/3183w            |
| <i>Calathea micans</i> Körn.   | Marantaceae | <i>Calathea</i>   | Sill #48          |                     |
| <i>Calathea orbifolia</i> (Linden) H. A. Kenn.                               | Marantaceae | <i>Calathea</i>   | Sill #42          |                     |
| <i>Calathea picturata</i> 'Argentea' K. Koch & Linden<br>ex K. Koch          | Marantaceae | <i>Calathea</i>   | Sill #45          |                     |
| <i>Calathea undulata</i> Regel   | Marantaceae | <i>Calathea</i>   | Sill #47          |                     |
| <i>Calathea warszewiczii</i> Körn.   | Marantaceae | <i>Calathea</i>   | Sill #49          |                     |
| <i>Calathea zebrina</i> Lindl.   | Marantaceae | <i>Calathea</i>   | Sill #39          |                     |
| <i>Ischnosiphon helenae</i> L. Andersson                                     | Marantaceae | <i>Calathea</i>   | Sill #36          |                     |
| <i>Pleiotachya pruinosa</i> (Regel) K. Schum.                                | Marantaceae | <i>Calathea</i>   | Sill #82          | 93/2759             |
| <i>Donax canniformis</i> K. Schum.   | Marantaceae | <i>Donax</i>      | Sill #123         | 00/1986             |
| <i>Hypselodelphys scandens</i> Louis & Mullend.                              | Marantaceae | <i>Donax</i>      | Sill #126         |                     |
| <i>Sarcophrynium brachystachyum</i> K. Schum.                                | Marantaceae | <i>Donax</i>      | Sill #24          |                     |
| <i>Maranta arundinacea</i> L.  | Marantaceae | <i>Maranta</i>    | Sill #60          |                     |
| <i>Maranta leuconeura</i> E. Morren<br>var. <i>kerchoveana</i> E. Morren     | Marantaceae | <i>Maranta</i>    | Sill #38          |                     |
| <i>Marantochloa leucantha</i> (K. Schum.) Milne-Redh.                        | Marantaceae | <i>Maranta</i>    | Sill #4 & 91      | 97/1509             |
| <i>Marantochloa mannii</i> (Benth.) Milne-Redh.                              | Marantaceae | <i>Maranta</i>    | Sill #76          |                     |
| <i>Ctenanthe burle-marxii</i> H. A. Kenn.<br>var. <i>obscura</i> H. A. Kenn. | Marantaceae | <i>Myrosoma</i>   | Sill #35          |                     |
| <i>Ctenanthe compressa</i> Eichler<br>var. <i>luschnathiana</i> K. Schum.    | Marantaceae | <i>Myrosoma</i>   | Sill #22          | 90/2090             |
| <i>Ctenanthe lubbersiana</i> Eichler ex Petersen                             | Marantaceae | <i>Myrosoma</i>   | Sill #10          |                     |
| <i>Ctenanthe oppenheimiana</i> (E. Morren) K. Schum.                         | Marantaceae | <i>Myrosoma</i>   | Sill #34          |                     |
| <i>Ctenanthe pilosa</i> Eichler  | Marantaceae | <i>Myrosoma</i>   | Sill #93          |                     |
| <i>Ctenanthe setosa</i> Eichler  | Marantaceae | <i>Myrosoma</i>   | Sill #33          |                     |
| <i>Stromanthe jacquinii</i> (Roem. & Schult.) H. A.<br>Kenn. & Nicolson      | Marantaceae | <i>Myrosoma</i>   | Sill #112         | 99/2260w            |
| <i>Stromanthe sanguinea</i> Sond.  | Marantaceae | <i>Myrosoma</i>   | Sill #89          |                     |
| <i>Stromanthe stromanthoides</i> (J. F. Macbr.)<br>L. Andersson              | Marantaceae | <i>Myrosoma</i>   | Sill #37          | 95/3240w            |
| <i>Halopegia azurea</i> K. Schum.  | Marantaceae |                   | Sill #90          | 91/2571             |
| <i>Thalia dealbata</i> Fraser  | Marantaceae |                   | Sill #59          |                     |
| <i>Thalia geniculata</i> L.  | Marantaceae |                   | Sill #57          |                     |
| <i>Thalia multiflora</i> Horkel ex Körn.                                     | Marantaceae |                   | Sill #58          | 95/992              |
| <i>Thaumatococcus danielli</i> Benth.  | Marantaceae |                   | Sill #120         | 99/426              |
| <i>Canna brasiliensis</i> Roscoe ex Spreng.                                  | Cannaceae   |                   | Sill #74          | 94/849              |
| <i>Canna flaccida</i> Roscoe   | Cannaceae   |                   | Sill #56          |                     |
| <i>Canna indica</i> L.   | Cannaceae   |                   | Sill #72          |                     |
| <i>Canna limbata</i> Roscoe  | Cannaceae   |                   | Sill #75          |                     |
| <i>Canna lutea</i> Mill.   | Cannaceae   |                   | Sill #71          | 94/851              |
| <i>Canna paniculata</i> Ruiz & Pav.  | Cannaceae   |                   | Sill #50          | 97/2452             |
| <i>Canna tuerckheimii</i> Kraenzl.   | Cannaceae   |                   | Sill #73          | 89/1680             |

**Tabelle 1: Verwendete Arten**

Die Sammelnummern spiegeln die Reihenfolge wider, in der von mir von den einzelnen Pflanzen Wurzeln entnommen wurden. Der erste Teil der Eingangsnummer gibt das Jahr an, in dem der BGM die Pflanzen erhalten hat, der zweite Teil spiegelt die Reihenfolge der Eingänge wider. Bei den mit „w“ oder „c“ versehenen Eingangsnummern handelt es sich um Wildaufsammlungen, erstere gelangten direkt in den BGM, letztere wurden zuvor in einem anderen Botanischen Garten kultiviert. Über die Herkunft dieser und einzelner weiterer Pflanzen ist folgendes bekannt (Reihenfolge: siehe Tabelle 1):

- *Orchidantha borneensis*: coll. J. Bogner (Matang, Sarawak, Malaysia)
- *Heliconia episcopalis*: coll. M. Schwerdtfeger (Estación Biológica, Jatun Sacha, Prov. Napo, Tena, Ecuador)
- *Heliconia hirsuta*: coll. M. Schwerdtfeger (Estación Biológica, Jatun Sacha, Prov. Napo, Tena, Ecuador)
- *Gagnepainia godefroyi*: coll. J. Bogner (Pong Nam Ron, Thailand)
- *Globba winittii*: coll. Aichinger (Thailand)
- *Aframomum sceptrum*: coll. unbekannt (Aledjo, Jardin Botanique de l'université du Bénin, Lomé, Togo)
- *Alpinia purpurata*: coll. Heider (Villa Tunari, Bolivien)
- *Amomum* sp.: coll. J. Bogner (Samenaufsammlung: Tam Dao, Vietnam)
- *Renealmia thyrsoides*: coll. J. Schottler (Merida, Venezuela)
- *Siamanthus siliquosus*: coll. J. Mood (S-Thailand)
- *Costus longibracteolatus*: coll. unbekannt (Sucusari, Peru)
- *Dimerocostus strobilaceus*: coll. unbekannt (Sucusari, Peru)
- *Ataenidia conferta*: coll. & leg. T. Franke & L. Beenken (SO-Flanke des Mt. Kupe, ~ 900 m Höhe, ~ 2 km NW von Kupe, Tombel, Meme-Div., SW-Provinz, Kamerun), Nr. 47/01
- *Calathea majestica*: coll. C. Staeck (60 km flussaufwärts von Porto Maldonado, Peru)
- *Hypselodelphys scandens*: coll. & leg. T. Franke & L. Beenken (~ 1 km W von Ekonjo [~ 4°5' N, 9°9' O], ~ 500 m Höhe, Osthang, etwas unterhalb des Sattels zwischen Mt. Etinde und Mt. Cameroon, SW-Provinz, Kamerun), Nr. 49/01
- *Stromanthe jacquinii*: coll. B. Lohse (Dep. Fed. Choroni, Venezuela)
- *Stromanthe stromanthoides*: coll. M. Schwerdtfeger (Estación Biológica, Jatun Sacha, Prov. Napo, Tena, Ecuador)

Die Herbarbelege aller in Tabelle 1 aufgeführten Pflanzen liegen im Herbarium des ehemaligen Instituts für Systematische Botanik München (MSB). Bei vegetativem Material wurden die generativen Organe in die Sammlung aufgenommen, sobald die Pflanze in Blüte stand.

## 2.2 Methodik

Für die anatomischen Untersuchungen wurden mit einem Leica RM 2155 Rotationsmikrotom hergestellte und mit Standardreagenzien gefärbte Dünnschnitte der Wurzeln verwendet. Darüber hinaus wurden mit Glyzeringelatine kurzfristig haltbar gemachte Handschnitte angefertigt. Um die räumliche Gestalt der Zellen erfassen zu können, wurden sowohl Quer- als auch Längsschnitte ausgewertet.

Um die Vergleichbarkeit der Ergebnisse zu garantieren, wurden soweit möglich nur die proximalen Abschnitte voll ausgereifter sprossbürtiger Wurzeln erster Ordnung zur Untersuchung herangezogen.

Die Herstellung einer Serie von Dauerpräparaten umfasste folgende Arbeitsschritte (verändert nach GERLACH 1969):

- Fixierung vollturgeszenter Pflanzenteile in FAA (50 Vol.% Ethanol (95%ig), 5 Vol.% Eisessig (99%ig), 10 Vol.% Formalin (40%ig), 35 Vol.% Aqua dest.).
- Entwässerung in 30%igem, 50%igem und 70%igem Ethanol für mindestens je eine Stunde, in 95%igem Ethanol für etwa fünf Minuten, in absolutem Isopropanol für mindestens eine Stunde und Aufhellung in Benzol für maximal fünf Minuten.
- Präinfiltration im Wärmeschrank in Benzol und Paraffin im Verhältnis 1:1 für mindestens einen Tag, Infiltration mit reinem Paraffin für mehrere Tage. Schmelzpunkt des verwendeten Paraffins 57-58°C.
- Einbettung in Paraffin, Anschneiden bis an das Objekt heran und Einlegen für mehrere Wochen in ein Gemisch aus Wasser und Glyzerin im Verhältnis 2:1, um spröde und verholzte Strukturen geschmeidiger und dadurch besser schneidbar zu machen.
- Schneiden der Blöcke am Mikrotom mit Einmalklingen bei einem Messerneigungswinkel von 10° und einer Schnittdicke von 10 µm.
- Montieren der Schnitte auf Objektträger mit einem Gemisch aus Hühnereiweiß und Glyzerin im Verhältnis 1:1.
- Entfernung des Paraffins durch je zwei mal 30 Minuten Benzoleinwirkung, Wässern der Präparate in einer absteigenden Alkoholreihe in absolutem Isopropanol, 70%igem und 50%igem Ethanol, Färbung in wässrigen Astrablau- und Safranin-Lösungen. Zellulosewände erscheinen blau, verholzte Zellwände rot. Entwässerung in einer aufsteigenden Alkoholreihe in 50%igem Ethanol, 70%igem Ethanol, absolutem Isopropanol und Benzol.
- Einschluss der Objekte in Canadabalsam.



Die Dauerpräparate wurden im Department Biologie I, Bereich Biodiversitätsforschung: Systematische Botanik der Ludwig-Maximilians-Universität München hinterlegt.

Die mikroskopische Untersuchung wurde an einem Zeiss Axioskop Mikroskop mit Zeichen- und Fotoausrüstung durchgeführt.

Zur Fotodokumentation wurden die Präparate auf AGFA CTx 100 Diafilmen festgehalten.

## 3 Ergebnisse

### 3.1 Untersuchte Merkmalsbereiche

Folgende Merkmale des Wurzelaufbaues wurden lichtmikroskopisch ausgewertet:

- Primäre, sekundäre und tertiäre Abschlussgewebe (Rhizodermis, Exodermis und Periderm): Anzahl der Schichten, Verkorkung und Verholzung der Zellwände
- Äußerer, mittlerer und innerer Cortex: Ausbildung eines Sklerenchymrings im äußeren Cortex, Vorkommen von Mykorrhiza, Entstehungsweise und Ausdehnung von Lakunen im mittleren Cortex, Form und Anordnung der Zellen, Verstärkung der Zellwände und Ausbildung eines Sklerenchymrings im inneren Cortex
- Endodermis: primärer, sekundärer oder tertiärer Zustand, Form der Zellwandverstärkung bei tertiärer Endodermis, Tüpfelung der Zellwände, Vorkommen von Durchlasszellen, tangential Teilungen einzelner Endodermiszellen
- Perizykel: Anzahl der Schichten, Zellwandverstärkungen, tangential Teilungen einzelner Perizykelzellen, Unterbrechungen durch Xylemprimanen
- Zentralzylinder: zerstreute oder ringförmige Anordnung der Metaxylemtracheen und der Leptomstränge des Phloems, Anzahl der Xylem- und Phloempole, Gestaltung des Phloems und des Xylems
- Mark: Ausbildung eines Markparenchyms, Beginn und Ausdehnung der Verholzung, Form der Zellwandverstärkungen
- Inhaltsstoffe: Vorkommen und Verteilung von Stärke, Raphiden, sonstigen Ca-Oxalat-Kristallen, Tannine in Gerbstoffzellen und fette Öle in Ölzellen
- Speicherwurzel: Vorkommen, Speichergewebe, Flächenanteil von Cortex zu Zentralzylinder im Querschnitt

### 3.2 Probleme bei der Interpretation der Merkmale

In manchen Fällen ist die Ausprägung der untersuchten Merkmale schwer zu erkennen, da das Wurzelmaterial nicht immer vollständig ausgereift, beschädigt oder durch die Präparation Veränderungen unterworfen sein kann.

Gabelungen der Wurzelhaare sind sehr schwer zu finden, da diese meist erst in einem von der Wurzelhaarbasis entfernten Bereich auftreten. Dieser ist in der Regel in den Dauerpräparaten nicht mehr vorhanden, da die empfindlichen und zu Wurzelhaaren ausgewachsenen Rhizodermiszellen bei der Ernte der Wurzeln und v.a. bei der nötigen Reinigung vor der Fixierung des Materials häufig abgerieben oder abgebrochen werden. Zudem bleiben die intakten Wurzelhaare nur in seltenen Ausnahmefällen beim Schneiden mit dem Mikrotom bei einer Schnittdicke von 10 µm über eine weitere Distanz unbeschädigt, sodass die Gabelungen gewöhnlich abgeschnitten und daher nicht mehr erkennbar sind. Dasselbe gilt für echte

Verzweigungen, die im Rahmen der vorliegenden Arbeit nirgends beobachtet werden konnten.

Es ist nicht immer eindeutig auszumachen, ob es sich um mehrschichtige Exodermen oder Peridermbildungen handelt. Die äußeren Gewebsschichten sind oftmals schlecht erhalten und auch bei der Herstellung der Dauerpräparate kommen Artefaktbildungen vor. Beispielsweise treten gelegentlich Stauchungen im Übergangsbereich von Exodermis und Rindenparenchym auf, wodurch der Eindruck reembryonalisierter Zellen entsteht (Tafel 11 C). Die mehr oder weniger radiale Anordnung der Zellen bedeutet ebenfalls nicht unbedingt eine Peridermbildung (GUTTENBERG 1968, siehe: 1.7.2). Deutlich wird dies am Beispiel von *Tapeinochilos spectabilis* (Tafel 22 B), wo von außen nach innen auf eine weitgehend zerstörte Rhizodermis eine mehrschichtige Exodermis, ein Sklerenchymring und schließlich ein Periderm folgen. Die Zellen des Periderms bleiben gewöhnlich radial gestaucht (Tafel 2 A), dünnwandig und dunkelbraun, wohingegen radial gestreckte Exodermiszellen häufig eine Verstärkung der Zellwände erfahren, die sich im Dauerpräparat auch durch ihre meist rötliche Färbung (Tafel 22 A) von den Zellwänden der Peridermzellen unterscheiden lassen.

Meist kann der Beginn der Sklerenchymatisierung des Xylemparenchyms im Zentralzylinder der Wurzel nicht beobachtet werden, da das Gewebe bereits weitgehend oder vollständig verholzt ist. In jüngeren Wurzeln zeigt sich häufig, dass bereits ein Sklerenchymring angelegt wird, wie z. B. bei *Musa rosacea*, aber es kann nicht ausgemacht werden, ob dieser sich nur irisblendenartig zusammenziehen wird, oder ob im Markgewebe später zusätzlich einzelne zerstreute Sklerenchymzellen ausgebildet werden. Außerdem lässt sich nicht sagen, ob der Zentralzylinder jeder Wurzel irgendwann komplett verholzt, oder ob der ausgebildete Sklerenchymring, beispielsweise bei einigen Zingiberaceae, nicht der endgültige Zustand ist.

Der Zustand der Endodermis kann nicht bei allen Species eindeutig eingeschätzt werden, da die Endodermis nicht in jeder Wurzel gänzlich ausdifferenziert ist. Primäre Endodermen sind am Casparyschen Streifen gut zu erkennen, ebenso tertiäre Endodermen mit u-förmig verstärkten Zellen, aber die Unterscheidung von sekundären Endodermen und tertiären Endodermen mit o-förmig verstärkten Zellen konnte nicht in jedem Fall zufrieden stellend geklärt werden. Bei den Marantaceae kommt zur oft spärlichen Ausreifung der Endodermen noch hinzu, dass die radiale Ausdehnung der meist sehr kleinen Endodermiszellen extrem gering ist, sodass das Verhältnis von innerer zu äußerer Zellwandauflagerung kaum ausgemacht werden kann.

Zellinhaltsstoffe, wie Stärke oder Kristalle, können nur dort mit Sicherheit beobachtet werden, wo die Zellgröße die Schnittdicke der Wurzelschnitte nicht übertrifft. Anderenfalls werden sie womöglich aus den angeschnittenen Zellen heraus gewaschen.

Das von TOMLINSON (1969) beschriebene und abgebildete lichtbrechende Körperchen (refractive body) in den Ölzellen der Zingiberaceae ist in den für die vorliegende Arbeit hergestellten Dauerpräparaten nicht erkennbar. Vermutlich werden die ätherischen Öle durch die Behandlung der Schnitte mit starken fettlösenden Lösungsmitteln aus den Zellen heraus gewaschen oder zerstört. Auch kann TOMLINSONs Beobachtung, dass die Zellwände der Ölzellen stets suberinisiert sind, nicht bestätigt werden.

### 3.3 Merkmale der einzelnen Familien

Wie auch die Artaufstellung in Tabelle 1, basiert die Reihenfolge der beschriebenen Familien bzw. subfamiliären Taxa auf traditionellen Klassifikationen.

#### 3.3.1 Musaceae

Die Rhizodermis ist gewöhnlich gut erhalten (Tafel 1 A). Bei Arten, die ein starkes Periderm ausbilden (*Musa basjoo*, *M. textilis* und *Musella lasiocarpa*), sind meist nur noch Reste der Rhizodermis erkennbar (Tafel 2 A), oder sie ist vollständig abgestorben (*M. textilis*). Die Exodermis ist immer deutlich mehrschichtig ausgebildet. Die Wände der Exodermiszellen sind kaum verstärkt. Werden zusätzliche Schichten aufgelagert, so geschieht dies gleichmäßig. Die Korkbildung kann zwischen Rhizodermis und Exodermis (*M. velutina*), zwischen Exodermis und angrenzendem Rindenparenchym (*Musella lasiocarpa*) oder auch innerhalb der Exodermis erfolgen, wobei diese in mehr oder weniger unregelmäßige Abschnitte zerfasert wird (*M. basjoo* und *M. paradisiaca*). Können die Korkzellen der starken Zunahme des Durchmessers durch Dehnung nicht mehr folgen, so reißt das Periderm und die gewöhnlich darüber liegende Exodermis an manchen Stellen radial ein.

Im äußeren Rindenparenchym wird kein Sklerenchymring angelegt. Das mittlere Rindenparenchym ist bei *M. acuminata*, *M. rosacea*, *M. velutina*, *M. coccinea* und *M. uranoscopus* deutlich von Lakunen durchsetzt (Tafel 1 B). Bei *M. basjoo*, *M. paradisiaca*, *M. textilis* und *Musella lasiocarpa* konnten keine Lakunen beobachtet werden. Die Lakunen trennen den äußeren Cortextbereich mit seinen unregelmäßig versetzten im Querschnitt fünf- bis siebeneckigen Zellen und winzigen dreieckigen Interzellularen von dem inneren Cortextbereich, dessen überwiegend achteckige Zellen regelmäßig in radialen Reihen und konzentrischen Kreisen angeordnet sind (Tafel 2 B), wobei jeweils vier Zellen einen größeren, viereckigen Interzellularraum umschließen. Werden keine Lakunen angelegt, so stellt der mittlere Cortextbereich einen mehr oder weniger kontinuierlichen Übergang zwischen äußerem und innerem Rindenparenchym dar. Im inneren Rindenparenchym nehmen Zell- und Interzellularengöße in Richtung Endodermis deutlich ab. Bei *Musella lasiocarpa* ist das regelmäßige Zellmuster des inneren Rindenparenchyms am undeutlichsten ausgeprägt. Die an die Endodermis angrenzenden Zellen des Rindenparenchyms sind im Querschnitt mehr oder weniger tangential gestreckt und weisen gewöhnlich keine Zellwandverstärkungen auf. Nur bei *M. paradisiaca* konnten gelegentlich in der an die Endodermis angrenzenden Zellschicht einige Zellen mit gleichmäßig verdickten und verholzten Zellwänden gefunden werden.

Bei der Endodermis handelt es sich um eine Tertiärendodermis vom U-Typ, deren Wände stark verdickt und verholzt sind, wobei die Tüpfelung gewöhnlich erkennbar bleibt. Die Verstärkung betrifft die innere Tangentialwand und von außen nach innen abnehmend meist auch die Radialwände der Zellen (Tafel 1 C). Nur bei *Musella lasiocarpa* sind die Radialwände von der Verstärkung meist weitgehend ausgenommen (Tafel 1 D). Die äußere Tangentialwand bleibt stets dünnwandig. Bei *M. paradisiaca* wird das Zelllumen größtenteils verdrängt. Durchlasszellen konnten nur bei *Musella lasiocarpa* festgestellt werden. Die Endodermiszellen sind beim überwiegenden Teil der Arten im Querschnitt tangential gestreckt, nur bei *M. coccinea* sind sie quadratisch bis radial gestreckt (Tafel 1 E). Tangentiale Teilungen einzelner Endodermiszellen konnten bei *M. acuminata*, *M. basjoo*, *M. rosacea* und *Musella lasiocarpa* beobachtet werden.

Der Perizykel ist für gewöhnlich einschichtig, wobei sich sowohl bei *Musa* als auch bei *Musella* häufig einzelne Perizykelzellen tangential teilen können. Zellwandverstärkungen bei einzelnen bis mehreren Zellen des Perizykels wurden bei *M. acuminata*, *M. basjoo*, *M. paradisiaca*, *M. rosacea* und *M. textilis* gefunden (Tafel 1 C). Die ersten verholzten Zellen im Perizykel befinden sich meist in den Bereichen, wo das verholzte Xylemparenchym den Perizykel berührt.

Im Zentralzylinder liegen die absoluten Werte der Xylem- und Phloempole zwischen mindestens 21 bei *Musella lasiocarpa* und höchstens 50 bei *M. textilis*. Die Leitelemente sind in der Regel zerstreut über den gesamten Querschnitt des Zentralzylinders angeordnet (Tafel 2 C), wobei die Bestandteile des Xylems und des Phloems entweder relativ dicht beieinander liegen (*M. basjoo*, *M. uranoscopus* und *Musella lasiocarpa*) (Tafel 1 F) oder eher locker verteilt sein können (*M. acuminata*, *M. paradisiaca*, *M. textilis* und *M. coccinea*) (Tafel 3 A). Beide Möglichkeiten in verschiedenen Wurzeln sind bei *M. rosacea* zu finden. Bei einigen Arten (*M. acuminata*, *M. paradisiaca*, *M. velutina* und *M. textilis*) konnte neben der zerstreuten Anordnung der Leitgewebe in manchen Wurzeln auch eine ringförmige beobachtet werden (Tafel 3 B), wobei jeweils ein Viertel bis ein Drittel des Durchmessers im Zentrum des Zentralzylinders nicht von Xylem- und Phloemelementen durchsetzt und als homogenes Markparenchym ausgebildet ist.

Die peripher liegenden Leptominiseln des Phloems sind stets kleinzellig (Tafel 2 B), die weiter zentral gelegenen bestehen größtenteils aus einigen großen Siebröhren und mehreren kleinen Geleitzellen (Tafel 3 C). Sie sind im Querschnitt mehr oder weniger rund oder länglich bis mehrmals so lang wie breit. Nur bei *M. coccinea* bestehen die zentralen Leptomstränge überwiegend aus ein bis zwei Siebröhren und einigen Geleitzellen (Tafel 3 D). Die Tracheiden und Tracheen sind im Querschnitt gewöhnlich rund, selten leicht radial gestreckt. Bei *M. basjoo* wurde in den Metaxylemtracheen einer Wurzel Thyllenbildung beobachtet (Tafel 3 E). Die Verholzung des Grundgewebes des Zentralzylinders ist in den älteren Wurzeln bereits abgeschlossen. In noch nicht vollständig ausgereiftem Material beginnt sie mit der Ausbildung eines Sklerenchymrings im Xylemparenchym und erstreckt sich solange zentripetal, bis das Markgewebe bzw. das von Leitelementen durchsetzte innerste Gewebe vollständig verholzt ist, in dem bereits relativ früh einzelne verstreute, verholzte Zellen vorkommen können. Erst wenn das Zentrum ganz verholzt ist, erreicht die Sklerenchymatisierung zentrifugal schließlich den Perizykel.

In den Wurzeln der Musaceae konnten vereinzelt rundliche Stärkekörner nachgewiesen, mit Stärke voll gepackte Zellen allerdings nirgends beobachtet werden, d.h. die Bananenwurzeln dienen nicht als Organe der Stärkespeicherung. Raphidenbündel wurden in allen untersuchten Wurzeln gefunden. Ca-Oxalat-Kristalle in Form von Gries, dicken Nadeln oder polygonalen unregelmäßig geformten Quadern kommen bei allen Species im Rindenparenchym vor, bei *M. basjoo* vereinzelt auch im Zentralzylinder. Tannine sind sowohl im Cortex als auch im Zentralzylinder reichlich anzutreffen (Tafel 2 B).

### 3.3.2 Strelitziaceae

Die Rhizodermis ist überwiegend abgestorben oder in Resten und stellenweise als Auflagerung kollabierter Zellen erhalten (Tafel 4 A). Nur in relativ jungen Wurzeln von *Phenakospermum guyanense*, d.h. vor der Differenzierung des Sklerenchymrings, findet sich eine weitgehend intakte Rhizodermis. Die Exodermis ist immer mehrschichtig. Die Wände ihrer Zellen sind gewöhnlich nicht verdickt. Lediglich bei *Ravenala madagascariensis* ist eine beginnende Verstärkung der Exodermiszellen, ausgehend von den inneren Tangentialwänden,

zu beobachten (Tafel 5 A). Die Ausbildung eines Periderms als reguläres tertiäres Abschlussgewebe unterbleibt bei allen untersuchten Vertretern der Familie.

Bei *Ph. guyanense* und *Strelitzia nicolai* ist im äußeren Rindenparenchym ein mehrschichtiger Sklerenchymring festzustellen (Tafel 4 A), der unmittelbar an die Exodermis anschließt bzw. einen kontinuierlichen Übergang zwischen Exodermis und Rindenparenchym darstellt. Die Zellwandverdickung erfolgt gleichmäßig. Schichtung und Tüpfelung sind gut erkennbar. Das Zelllumen kann vollständig verdrängt oder mit einer dunklen Substanz ausgefüllt werden (Tafel 5 B). Der Sklerenchymring fehlt bei *St. reginae*. Bei *R. madagascariensis* war das zur Verfügung stehende Wurzelmaterial zu jung, um mit Sicherheit beurteilen zu können, ob sich evtl. noch ein Sklerenchymring entwickeln könnte. Lakunen im mittleren Cortex sind nur bei *R. madagascariensis* zu beobachten. Das dünnwandige äußere und mittlere Rindengewebe weist in Zellgröße, -form und Anordnung keine Besonderheiten auf. Das in radialen Reihen und konzentrischen Kreisen regelmäßige gestaltete Muster tangential gestreckter Zellen im inneren Cortex ist bei *Strelitzia* zwar wesentlich deutlicher erkennbar als bei den beiden anderen Gattungen, aber augenscheinlich auch nicht sehr ordentlich ausgebildet (Tafel 4 B). Wandverstärkungen in der an die Endodermis angrenzenden Zellschicht sind u-förmig ausgebildet und finden sich nur vereinzelt bei *Ph. guyanense*.

Die Tertiärendodermis vom U-Typ weist überwiegend tangential, aber meist auch einige radial gestreckte Zellen auf. Die äußere Tangentialwand bleibt selbst bei sehr starken Zellwandauflagerungen stets unverstärkt. Die Tüpfelung der Zellwände ist meist gut erkennbar. Durchlasszellen sind bei allen vier Species vorhanden. Einzelne tangential geteilte Endodermiszellen konnten bei *Ph. guyanense*, *R. madagascariensis* und *St. nicolai* beobachtet werden (Tafel 5 C).

Der Perizykel ist in der Regel einschichtig. Tangentiale Teilungen einzelner Perizykelzellen kommen in allen drei Gattungen gehäuft vor. Ein an manchen Stellen deutlich zweischichtiger Perizykel findet sich nur bei *St. nicolai*. Eine Verholzung von Perizykelzellen konnte selbst bei sehr alten Wurzeln nicht nachgewiesen werden.

Die absoluten Werte der Xylem- und Phloempole im Zentralzylinder bewegen sich zwischen mindestens 21 bei *St. reginae* und maximal 66 bei *R. madagascariensis*. Die Leitelemente sind zerstreut über den gesamten Querschnitt des Zentralzylinders verteilt (Tafel 5 D), wobei die einzelnen Xylem- und Phloemstränge gewöhnlich dicht beieinander liegen, nur bei *St. nicolai* tendieren die Leitelemente zu einer etwas lockereren Anordnung.

Die peripheren Leptominiseln des Phloems setzten sich bei *Strelitzia* ausschließlich, bei den beiden anderen Gattungen überwiegend aus kleinen Zellen zusammen. *Ph. guyanense* besitzt gelegentlich einzelne und *R. madagascariensis* häufig wenige etwas vergrößerte Elemente in den kleinzelligen Bereichen. Die zentralen Leptomstränge bestehen in der Regel aus ein oder selten zwei großen Siebröhren und wenigen Geleitzellen und sind im Querschnitt meist mehr oder weniger rund (Tafel 5 E). Die Tracheiden und Tracheen erscheinen im Querschnitt ebenfalls rund, selten leicht radial gestreckt. Bei *R. madagascariensis* beginnt die Verholzung des Grundgewebes des Zentralzylinders ringförmig im äußeren Xylemparenchym und erreicht stellenweise den Perizykel bereits bevor die Wände zentral gelegener Metaxylemtracheen sklerenchymatisiert worden sind (Tafel 5 F). Die Verholzung des Grundgewebes schreitet zentripetal fort, wobei sich im mittleren Bereich des Zentralzylinders schon frühzeitig zerstreute Sklerenchymzellen und -zellgruppen finden lassen. Bei den übrigen Gattungen war das Parenchym der Zentralzylinder in den untersuchten Wurzeln bereits vollständig

sklerenchymatisiert, sodass hier keine Angaben über Beginn und Entwicklung der Verholzung gemacht werden können.

Die Wurzeln der Strelitziaceae dienen nicht der Stärkespeicherung, allerdings konnten selten einzelne rundliche Stärkekörner ausgemacht werden. Raphidenbündel kommen bei allen untersuchten Gattungen vor. Ca-Oxalat-Kristalle in Form von großen und kleinen, relativ regelmäßig geformten und kleinen, unregelmäßigen Quadern bis hin zu kurzen Nadeln und Kristallgries finden sich überwiegend im Rindenparenchym, gelegentlich auch im Zentralzylinder. Tannine sind sowohl im Cortex als auch im Zentralzylinder reichlich vorhanden (Tafel 4 B).

### 3.3.3 Lowiaceae

Die Rhizodermis ist in der Regel gut erhalten. Die Exodermis besteht stets aus mehreren Schichten. Die Wände der Exodermiszellen sind meist nicht verdickt. Gleichmäßige, schwache Zellwandverstärkungen konnten nur bei *Orchidantha fimbriata* beobachtet werden. Die Entstehung eines Periderms, ausgehend sowohl von Exodermiszellen als auch von Zellen des Rindenparenchyms, als tertiäres Abschlussgewebe wurde ebenfalls nur bei *O. fimbriata* bei einer Wurzel festgestellt, wobei nicht eindeutig geklärt werden konnte, ob es sich um ein regulär angelegtes Periderm handelt, oder ob die Korkbildung eine Reaktion der Wurzelzellen auf eine Infektion ist. Für eine Infektion spräche, dass sich das Korkgewebe nicht ganz um die Wurzel herum erstreckt.

Im äußeren Rindengewebe wird kein Sklerenchymring angelegt. Im mittleren Cortex kommt es gewöhnlich zur Bildung von Lakunen (Tafel 4 C). Der Aufbau des dünnwandigen Rindenparenchyms folgt in Zellgröße, -form und -anordnung dem üblichen Schema. Das Muster der in konzentrischen Kreisen und radialen Reihen arrangierten Zellen des inneren Cortexes ist überall deutlich erkennbar, aber nirgends perfekt eingehalten worden. Die tangential gestreckten Zellen der an die Endodermis angrenzenden ein bis drei Zellschichten des inneren Rindenparenchyms weisen bei *O. fimbriata* meist u-förmige Zellwandverstärkungen auf, sodass der Eindruck einer mehrschichtigen Endodermis entsteht (Tafel 6 A). Bei *O. maxillarioides* finden sich ebenfalls, aber lediglich vereinzelt derartig gestaltete Zellen.

Die Zellwände der Tertiärendodermis zeigen im ausdifferenzierten Zustand gewöhnlich die typische u-förmige Verstärkung, wobei die äußere Tangentialwand auch leicht verdickt wird und verholzt. Dadurch kann bei jüngeren Wurzeln der Eindruck entstehen, es handle sich um eine o-förmige Zellwandauflagerung (Tafel 6 B). Die Endodermiszellen sind fast ausnahmslos tangential gestreckt. Die Tüpfelung der Zellwände ist nur bei den ausgereiften Wurzeln von *O. fimbriata* erkennbar. Durchlasszellen kommen bei allen untersuchten Exemplaren vor. Tangentiale Teilungen einzelner Endodermiszellen konnten selten, aber ebenfalls bei allen drei Vertretern ausgemacht werden.

Der Perizykel ist gewöhnlich deutlich einschichtig. Tangentiale Zellteilungen finden sich in der Regel nur bei der Entstehung von Seitenwurzeln. Verholzte Zellwände einzelner bis mehrerer Perizykelzellen kommen lediglich bei den alten Wurzeln von *O. fimbriata* vor (Tafel 6 A).

Im Zentralzylinder liegen die absoluten Werte der Xylem- und Phloempole zwischen mindestens 14 bei *O. fimbriata* und maximal 24 bei *O. maxillarioides*. Die Anordnung der Leitelemente im Zentralzylinder ist ausschließlich ringförmig (Tafel 4 C).

Die peripher liegenden Leptominseln des Phloems sind kleinzellig und erstrecken sich meist radial zwischen den Xylemelementen bis zu den großen Metaxylemtracheen. Nur bei *O. fimbriata* kommt es gelegentlich zentralwärts zur Abtrennung kleinerer, gleichfalls kleinzelliger Leptomstränge (Tafel 6 C). Die Tracheiden und Tracheen sind im Querschnitt überwiegend leicht radial gestreckt, manchmal auch rund. Die Verholzung des Grund- und Markgewebes im Zentralzylinder beginnt im Inneren des Metaxylemtracheenrings. Die ersten verholzten Zellen liegen mehr oder weniger ringförmig angeordnet zentralwärts der Metaxylemtracheen (Tafel 6 B), wobei sich die Verholzung zerstreut im Markgewebe fortsetzt bevor der Sklerenchymring geschlossen ist (Tafel 6 C). Ob die Verholzung des Grundgewebes bis zum Perizykel fortschreitet, konnte nicht beobachtet werden.

In jeder untersuchten Wurzel der Lowiaceae wurde Stärke nachgewiesen. In manchen Wurzeln waren die Zellen des Rindenparenchyms mit Stärkekörnern z.T. weitgehend voll gepackt. Sie dienen als Organe der Stärkespeicherung. Die rundlichen bis eckigen Stärkekörner sind einfach oder zusammengesetzt. Raphidenbündel kommen bei allen Vertretern der Lowiaceae vor. Andere Ca-Oxalat-Kristalle wurden nur in Form einzelner kleiner, unregelmäßiger Körner oder Quader v.a. im Cortex, aber meist auch im Zentralzylinder gefunden. Mit Tanninen gefüllte Zellen sind praktisch nur im Zentralzylinder anzutreffen (siehe auch SOLEREDER & MEYER 1930), im Cortex hingegen nur einmal zweifelsfrei entdeckt worden (Tafel 6 B).

### 3.3.4 Heliconiaceae

Die Rhizodermis ist oft relativ gut, überwiegend jedoch wenigstens in Resten erhalten (Tafel 7 A). Die Exodermis ist stets mehrschichtig ausgebildet. Die Wände der Exodermiszellen sind meist mehr oder weniger deutlich verdickt. Die Zellwandverstärkungen konzentrieren sich v.a. auf die äußeren Tangentialwände, können aber auch, gewöhnlich von außen nach innen schwächer werdend, die Radialwände betreffen (Tafeln 7 A und 8 A). Die inneren Tangentialwände erhalten in der Regel keine zusätzlichen Auflagerungen. Die Bildung eines Periderms als tertiäres Abschlussgewebe war nirgends festzustellen.

Im äußeren Rindenparenchym wird bei keiner der untersuchten Arten ein Sklerenchymring angelegt. Deutliche Lakunen bei mindestens einer Wurzel konnten hingegen bei allen Vertretern im mittleren Cortex beobachtet werden, abgesehen von *H. mariae*. Äußerer und mittlerer Bereich des Rindengewebes weisen keine Besonderheiten auf, Zellgröße, -form oder -anordnung betreffend. Der Aufbau des inneren Rindenparenchyms lässt nur selten das Muster der im Querschnitt in radialen Reihen und konzentrischen Kreisen arrangierten Zellen erkennen (Tafel 7 B). Wandverstärkungen in den tangential gestreckten Zellen der an die Endodermis angrenzenden Schicht des inneren Cortexes waren nur sehr selten bei *Heliconia latispatha* und *H. rostrata* in Form von gleichmäßigen Auflagerungen auszumachen.

Die Zellen der Tertiärendodermis sind überwiegend tangential, häufig auch radial gestreckt und besitzen u-förmig verstärkte Wände, wobei die äußeren Tangentialwände stets dünnwandig bleiben (Tafel 8 B). Die Tüpfelung der verholzten Zellwände ist in der Regel gut zu erkennen. Durchlasszellen wurden bei allen Species, bei *H. hirsuta* jedoch nur in relativ jungen Wurzeln gefunden. Tangentiale Teilungen einzelner Endodermiszellen sind innerhalb der einzelnen Arten äußerst selten, konnten aber bei *H. bihai*, *H. hirsuta*, *H. indica*, *H. mariae*, *H. metallica*, *H. pendula*, *H. rostrata*, *H. stricta* und *H. wagneriana* sehr vereinzelt beobachtet werden.



Der Perizykel ist in der Regel einschichtig. Tangentiale Teilungen einzelner Perizykelzellen kommen sehr selten vor. Verholzungen von Zellwänden einzelner Perizykelzellen finden sich bei *H. bihai*, *H. latispatha* und *H. stricta*, aber gewöhnlich nur im Zusammenhang mit der Entstehung von Seitenwurzeln.

Die absoluten Werte der Xylem- und Phloempole im Zentralzylinder bewegen sich zwischen mindestens 17 bei *H. hirsuta* und *H. psittacorum* und maximal 46 bei *H. indica*. Die Leitelemente sind ringförmig im Querschnitt des Zentralzylinders angeordnet (Tafel 7 B), selten konnten Unregelmäßigkeiten in Form von einzelnen Tracheen im Inneren des Metaxylemtracheenrings beobachtet werden (*H. indica*) (Tafel 8 C).

Die peripheren Leptominseln des Phloems sind mehr oder weniger kleinzellig und dehnen sich gewöhnlich radial zwischen den Xylemstrahlen bis zu den großen Metaxylemtracheen aus. In der Regel werden einzelne bis mehrere weiter zentral gelegene im Querschnitt runde bis längliche Leptomstränge abgetrennt (Tafel 8 D). Nur bei *H. psittacorum* fehlen diese völlig. Die radial gestreckten und die isolierten Phloemelemente sind entweder wie die peripheren kleinzellig oder deutlich großzelliger. Die Tracheiden und Tracheen sind gewöhnlich etwas radial gesteckt, seltener rund. In manchen Metaxylemtracheen zweier Wurzeln von *H. metallica* wurde Thyllenbildung beobachtet (Tafel 8 E). Die Verholzung des Grund- und Markgewebes des Zentralzylinders ist bei allen untersuchten Exemplaren schon weit fortgeschritten, sodass über den Beginn der Sklerenchymatisierung nichts ausgesagt werden kann. Eindeutig feststellbar ist jedoch, dass die Zellen des Markgewebes im Zentrum des Zentralzylinders vollständig verholzt sind, bevor die Zellwandverstärkungen den Perizykel erreichen (Tafel 8 C und D).

Gewöhnlich dienen die Wurzeln der Heliconiaceae nicht als Organe der Stärkespeicherung. In einigen Wurzeln wurden zwar vereinzelt runde bis längliche Stärkekörner nachgewiesen, mit Stärke weitgehend voll gepackte Zellen konnten allerdings nur bei *H. psittacorum* beobachtet werden. Raphidenbündel wurden in allen untersuchten Wurzeln gefunden. Oftmals sind im Rindenparenchym Ca-Oxalat-Kristalle in Form von kleinen und großen mehr oder weniger regelmäßig geformten Quadern bis hin zu dicken Nadeln und Kristallgries zu finden. Tannine kommen sowohl im Cortex als auch im Zentralzylinder reichlich vor. Häufig sind auffallend viele bis nahezu alle Zellen der Exodermis, z.T. auch der äußersten Schichten des Rindenparenchyms mit Tanninen gefüllt (Tafel 7 C).

### 3.3.5 Zingiberaceae

Die Beschreibung der einzelnen Tribus erfolgt nach der traditionellen Klassifikation von LARSEN et al. (1998).

#### **Hedychieae** (nach LARSEN et al. 1998)

Die Rhizodermis ist meist ganz gut (Tafel 9 A), seltener nur in Resten oder gar nicht mehr erhalten. Die Exodermis ist stets mehrschichtig. Ihre Zellwände sind gewöhnlich nicht, gelegentlich aber leicht und gleichmäßig verstärkt. Nur bei *Curcuma roscoeana* (Tafel 9 A) und *Scaphochlamys* (Tafel 10 A) sind die Wände der Exodermiszellen stark verdickt und verholzt. Ein regelmäßiges tertiäres Abschlussgewebe wird bei keiner der untersuchten Arten angelegt, aber einige Species von *Hedychium* neigen gelegentlich zu unregelmäßiger Peridermbildung, meist im Zusammenhang mit äußeren Verletzungen der Wurzel.

Lediglich bei *Scaphochlamys* wird im äußeren Cortex ein Sklerenchymring ausgebildet, der von der verholzten Exodermis lange durch einen dünnwandigeren Bereich abgesetzt bleibt

(Tafel 10 A) und sich bis zur Mitte des Rindenparenchyms erstrecken kann (Tafel 9 B). Die Zellwandauflagerungen erfolgen gleichmäßig. Lakunen im mittleren Cortex konnten nur bei *C. roscoeana* beobachtet werden (Tafel 9 C). Bei *Cautleya robusta*, *Kaempferia galanga*, drei der vier Arten von *Roscoeia* und *Scaphochlamys subbiloba* findet sich im Rindengewebe eine starke Besiedelung durch Mykorrhiza-Pilze, die eine deutliche VA-Mykorrhiza ausbilden (Tafel 10 B). Der Aufbau des dünnwandigen Rindenparenchyms folgt in Zellanordnung, -größe und -form dem üblichen Schema. Bei *Curcuma longa* und *Kaempferia rotunda* sind die Zellen des äußeren und mittleren Cortexes deutlich blasenförmig aufgetrieben. Das Muster der in konzentrischen Kreisen und radialen Reihen arrangierten Zellen des inneren Cortexes ist überall erkennbar, aber nirgends auffallend ordentlich eingehalten worden. Die direkt an die Endodermis angrenzenden Zellen des inneren Cortexes sind fast ausnahmslos tangential gestreckt und bei *Hedychium coronarium* und v.a. bei *H. gardnerianum* ungewöhnlich eckig mit extrem kleinen Interzellularen (Tafel 10 C). O-förmige Zellwandverstärkungen treten im inneren Cortex gelegentlich gehäuft bei *K. galanga* und *S. polyphylla* (Tafel 11 A) auf, aber finden sich dagegen nur selten bei *Roscoeia cautleoides*, *R. humeana*, *Hedychium greenii* und *Scaphochlamys subbiloba*.

Die Zellen der Endodermis sind gewöhnlich tangential gestreckt. Die Zellwände der Endodermis weisen bei *Curcuma*, *Distichochlamys*, *Hedychium*, *Kaempferia* und *Scaphochlamys* im ausdifferenzierten Zustand die typische u-förmige Verstärkung auf (Tafel 9 D). Bei *Cautleya* wird auch die äußere Tangentialwand etwas verdickt, sodass bei jüngeren Wurzeln der Eindruck einer O-Endodermis entstehen kann und auch bei älteren Wurzeln nur ein Teil der Endodermiszellen eine u-förmige Verstärkung aufweist. Bei *Hedychium* sind die Endodermen ebenfalls häufig noch jung und nicht im tertiären Zustand. Die Endodermen von *Roscoeia alpina* und *R. purpurea* befinden sich regelmäßig im primären, die von *R. cautleoides* und *R. humeana* meist im primären oder sekundären Zustand. Bei den beiden letzteren Arten konnte bei einigen Zellen eine o-förmige Zellwandauflagerung festgestellt werden, die stellenweise an den Außenwänden geringfügig stärker war als an den Innenwänden (Tafel 9 E). Unklar bleibt, ob sich im voll ausgereiften Zustand wirklich eine O-Endodermis entwickeln, oder ob es sich um eine U-Endodermis mit leicht verdickten äußeren Tangentialwänden wie bei *Cautleya* handeln würde. Die Tüpfelung der Zellwände war bei allen Gattungen mit Tertiärendodermen erkennbar, Durchlasszellen konnten außer bei *Scaphochlamys* überall ausgemacht werden. Einzelne tangential geteilte Endodermiszellen kommen ebenfalls in allen Gattungen mit vollständig ausgereiften Endodermen vor.

Der Perizykel ist in der Regel einschichtig, doch finden bei allen Gattungen gelegentlich einzelne tangential Teilungen von Perizykelzellen statt. Wandverstärkungen einzelner oder auch mehrerer Zellen treten nur bei *Curcuma* und *Scaphochlamys* auf (Tafel 11 A).

Im Zentralzylinder liegen die absoluten Werte der Xylem- und Phloempole zwischen mindestens acht bei *R. alpina* und höchstens 42 bei *H. gardnerianum*. Die Leitelemente sind gewöhnlich ringförmig im Zentralzylinder angeordnet (Tafel 9 F). Unregelmäßigkeiten in Form einzelner Tracheen im Inneren des Metaxylemtracheenrings konnten nur gelegentlich bei *R. humeana* beobachtet werden (Tafel 12 A).

Die peripheren Leptominseln des Phloems sind mehr oder weniger kleinzellig und im Querschnitt rundlich bis stark radial gestreckt, wobei der zentralwärts gelegene Teil klein- oder großzelliger sein kann. Bei *Hedychium* und *Scaphochlamys* kommt es zur Abtrennung einzelner bis mehrerer weiter zentralwärts verlaufender Leptomstränge (Tafel 11 A), die bei *Scaphochlamys* kleinzellig sind, bei *Hedychium* aber deutlich größere Zellen enthalten können. Bei *H. horsfieldii* umschließt auffallend oft ein bogenförmig ausgedehnter

Leptombereich ausgehend von zwei Phloempolen einen Xylempol (Tafel 9 F). Die Tracheiden und Tracheen sind im Querschnitt rund oder radial gestreckt und bei *Scaphochlamys* im Durchschnitt deutlich kleiner und dichter gedrängt als bei den anderen Gattungen (Tafel 11 A). Bei *H. gardnerianum* finden sich innerhalb des großen Metaxylemtracheenrings größere und kleinere, sich bandförmig zentralwärts erstreckende Xylemelemente (Tafel 10 C). Die Verholzung des Xylemparenchyms im Zentralzylinder beginnt im Bereich der großen Metaxylemtracheen (Tafel 12 A). Es bildet sich ein Sklerenchymring, der den Perizykel erreichen kann und meist einen großzelligeren Markbereich ausspart (Tafel 9 D), wobei sich bei *Distichochlamys*, *R. cautleoides* und *S. polyphylla* auch Wurzeln finden, deren Markgewebe vollständig verholzt ist (Tafel 11 A). Bei *R. alpina* hingegen hatte die Verholzung des Xylemparenchyms noch nicht begonnen.

In den Wurzeln aller sieben Gattungen findet sich Stärke. Bei denjenigen Arten die Speicherwurzeln zur Stärkespeicherung ausbilden wird in den dünnen Wurzeln meist keine Stärke gespeichert. Mit runden oder länglichen Stärkekörnern dicht gepackte Zellen konnten bei *Curcuma*, *H. greenii*, *H. horsfieldii*, *H. muluense*, *K. rotunda*, *R. purpurea* und *S. polyphylla* ausgemacht werden (Tafel 11 A). Ca-Oxalat-Kristalle in Form von kleinen Körnchen, grobkörnigem Kristallgries, kurzen dicken Nadeln oder einzelnen mehr oder weniger unregelmäßigen Quadern gibt es bei allen Species, aber in sehr unterschiedlichen Mengen. Tannine kommen meist in Cortex und Zentralzylinder, selten nur im Cortex vor. Manchen Arten, wie *K. rotunda*, sind besonders gerbstoffarm, während *H. gardnerianum*, *H. greenii*, *H. muluense* und *K. galanga* reichlich Tannine enthalten (Tafel 11 B), die u.a. auch in den Exodermiszellen angereichert sein können (Tafel 11 C). Im Cortexgewebe aller Vertreter der Hedychieae finden sich mehrfach Ölzellen (Tafel 12 B).

Speicherwurzeln wurden bei *Cautleya robusta*, *Curcuma roscoeana* und allen vier Species von *Roscoeae* untersucht. Die Rhizodermis ist meist noch gut erkennbar und nur bei *Curcuma* vollständig abgestorben. Die Exodermis besteht aus etwa zwei bis sechs Schichten, deren Zellwände eine leichte und gleichmäßige Verstärkung erfahren können. Lediglich *Curcuma* bildet ein vielschichtiges Periderm aus. Im Cortex der Speicherwurzeln finden sich weder Verholzungen noch Lakunen (Tafel 12 C). Die Zellen des Rindenparenchyms sind bei *Cautleya* und *Roscoeae* oftmals auffällig radial gestreckt (Tafel 13 A). *Cautleya* und *Roscoeae* weisen eine Primär- (Tafel 12 D), *Curcuma* hingegen weist eine Sekundärendodermis auf (Tafel 13 B).

In den Speicherwurzeln ist der Perizykel gewöhnlich einschichtig, seine Zellen bleiben unverstärkt. Die Anordnung der Leitelemente im Zentralzylinder ist ringförmig (Tafel 12 E). Die peripheren Leptominiseln des Phloems sind kleinzellig, überwiegend rundlich und kaum radial gestreckt. Abgetrennte und weiter zentralwärts liegende Leptomstränge waren nirgends auszumachen. Die Tracheen und Tracheiden sind im Querschnitt mehr oder weniger rund (Tafel 12 E). Eine Verholzung des Xylemparenchyms konnte nur bei *Roscoeae* beobachtet werden. Es bildet sich ein Sklerenchymring aus, in dem die Metaxylemtracheen eingebettet sind, wobei jede einzelne wiederum von unverholzten Zellen umgeben ist (Tafel 12 D). Die Zellen des Markgewebes sind deutlich vergrößert und vom Xylemparenchym gut zu unterscheiden.

Das Verhältnis von Cortex zu Zentralzylinder im Querschnitt der Speicherwurzeln beträgt in etwa bei *Cautleya* und *Roscoeae* 6-8:1 (Tafel 12 C) bei *Curcuma* dagegen 2:1, d.h. bei *Curcuma* ist nicht nur die Rinde sondern auch das Mark des Zentralzylinders als Speichergewebe ausgebildet und daher stark vergrößert, sodass die Leitelemente nur noch einen schmalen ringförmigen Streifen zentralwärts des Perizykels einnehmen (Tafel 13 B).

Die teilweise mit Reservestoffen voll gepackten Zellen enthalten in der Regel ovale bis längliche Stärkekörner. In den Speicherwurzeln fanden sich keine Ca-Oxalat-Kristalle. Mit Tanninen gefüllte Zellen waren in größerer Anzahl nur bei *Curcuma* feststellbar.

#### **Globbeae** (nach LARSEN et al. 1998)

Die Rhizodermis kann relativ gut, in Resten (Tafel 14 A), als Auflagerung kollabierter Zellen oder überhaupt nicht erhalten sein. Die Exodermis ist gewöhnlich zwei- bis dreischichtig ausgebildet. Ihre Zellwände sind in der Regel nicht verstärkt. Meist wird schon bei jungen Wurzeln ein tertiäres Abschlussgewebe in Form einer dicken Korkschicht zentralwärts der Exodermis angelegt (Tafel 14 A).

Bei keiner der untersuchten Arten wurde im äußeren Cortex ein Sklerenchymring gefunden. Auch Lakunen im mittleren Rindengewebe konnten nirgends beobachtet werden. Viele Zellen des äußeren und mittleren Cortexes sind bei *Gagnepainia godefroyi* deutlich blasenförmig aufgetrieben, bei *Globba* hingegen eher etwas radial gesteckt. Bei *G. atrosanguinea* fanden sich in einer Wurzel einzelne verholzte Zellen über das Rindenparenchym verstreut (Tafel 14 B). Das Muster der in konzentrischen Kreisen und radialen Reihen arrangierten Zellen des inneren Rindenparenchyms ist bei *Gagnepainia* normalerweise viel ordentlicher ausgeprägt als bei *Globba*. Dieser Eindruck wird dadurch verstärkt, dass die Zellen bei *Gagnepainia* (Tafel 13 C) fast so eckig sind wie beispielsweise bei *Musa basjoo*, wohingegen sie bei *Globba* stärker abgerundet erscheinen (Tafel 15 A). Die Zellwände der überwiegend tangential gestreckten Zellen des inneren Cortexes, die direkt an die Endodermis anschließen, wiesen nur bei *G. atrosanguinea* teilweise gleichmäßige Zellwandverstärkungen auf (Tafel 14 C).

Die meist tangential gestreckten Zellen der Endodermis befanden sich bei *Gagnepainia* und drei der vier Arten von *Globba* im primären (Tafel 14 D), vereinzelt auch im sekundären Zustand. Nur bei *G. atrosanguinea* war die Endodermis bereits vollständig ausgereift. Ihre Zellwände besitzen eine u-förmige Verstärkung, wobei die äußere Tangentialwand gelegentlich ebenfalls deutlich verdickt sein kann, sodass z.T. der Eindruck o-förmig verstärkter Zellen entsteht (Tafel 14 C). Die Tüpfelung der Zellwände ist bei *G. atrosanguinea* gut erkennbar, Durchlasszellen kommen vor. Einzelne tangential geteilte Endodermiszellen konnten nur bei *Gagnepainia* und *G. atrosanguinea* ausgemacht werden.

Der Perizykel ist gewöhnlich deutlich einschichtig. Tangentiale Teilungen einzelner Perizykelzellen sind in beiden Gattungen sehr selten. Die Zellwände des Perizykels erfahren keine Verstärkung.

Die absoluten Werte der Xylem- und Phloempole im Zentralzylinder bewegen sich zwischen mindestens 13 bei *G. atrosanguinea* und höchstens 34 bei *Gagnepainia*. Die Leitelemente sind ringförmig im Querschnitt des Zentralzylinders angeordnet (Tafel 14 E).

Die peripher liegenden Leptominseln des Phloems sind kleinzellig und im Querschnitt rundlich bis leicht radial gestreckt. Nur bei *Gagnepainia* finden sich gelegentlich einzelne abgetrennte und weiter zentralwärts verlaufende Leptomstränge (Tafel 14 E). Diese bestehen ebenfalls aus kleinen Zellen. Tracheiden und Tracheen erscheinen im Querschnitt rundlich, seltener etwas radial gestreckt. Die Verholzung des Grundgewebes beginnt im Bereich der großen Metaxylemtracheen. Es bildet sich ein Ring, der an den Leptominseln meist aus- und an den Tracheen eingebuchtet ist, sodass sich eine mehr oder weniger deutliche Wellenlinie zwischen verholztem Xylemparenchym und nicht verholztem Markgewebe ausbildet (Tafel 14 E). Dies ist umso besser erkennbar, je größer der Querschnitt des Zentralzylinders ist. Die

Verholzung kann, zumindest bei *Globba*, sowohl das gesamte großzellige Markgewebe einnehmen als auch sich bis zum Perizykel erstrecken (Tafel 14 C).

In den Wurzeln von *Gagnepainia* finden sich im Gegensatz zu *Globba* keine Stärkekörner. Die Wurzeln von *Globba* enthalten z.T. sehr viel Stärke und dienen dann als Speicherorgane. Die Stärkekörner sind meist auffallen groß und rundlich bis länglich. Ca-Oxalat kommt bei *Gagnepainia* in allen untersuchten Wurzeln in Cortex und Zentralzylinder meist in erheblichen Mengen und überwiegend als Kristallgries, gelegentlich auch als einzelne kleine und unregelmäßig geformte Quader vor. Bei *Globba* hingegen konnten nur im Rindengewebe vereinzelt kleine Körnchen aus Ca-Oxalat ausgemacht werden. Die Wurzeln von *Gagnepainia* sind sehr arm an Gerbstoffen. Mit Tanninen gefüllte Zellen konnten nur höchst selten beobachtet werden. Bei *Globba* dagegen waren Tannine gewöhnlich reichlich in Cortex und meist auch im Zentralzylinder anzutreffen. Bei den Species der Globbeae kommen gewöhnlich einige Ölzellen im Cortexgewebe vor.

### **Zingibereae** (nach LARSEN et al. 1998)

Die Rhizodermis ist bei *Zingiber spectabile* ausgesprochen gut, bei *Z. zerumbet* gewöhnlich in Resten erhalten. Die Exodermis besteht regelmäßig aus vier bis fünf Schichten (Tafel 15 B). Die Wände der Exodermiszellen sind meist unverdickt, können aber gelegentlich eine gleichmäßige leichte Verstärkung erfahren. Ein tertiäres Abschlussgewebe in Form eines einheitlichen Periderms konnte nirgends beobachtet werden.

Im äußeren Rindengewebe wird kein Sklerenchymring ausgebildet (Tafel 16 A). Im mittleren Cortex finden sich keine Lakunen, aber bei *Z. spectabile* einzelne um ein vielfaches vergrößerte Zellen. Bei *Z. zerumbet* können die Zellen des mittleren Cortex auffallend radial gestreckt sein. Das in konzentrischen Kreisen und radialen Reihen angelegte Zellmuster des inneren Rindenparenchyms ist meist mehr oder weniger deutlich (Tafel 15 C), manchmal hingegen sehr gut erkennbar. Die an die Endodermis angrenzenden Zellen sind im Querschnitt fast ausnahmslos tangential gestreckt und weisen keine Zellwandverstärkungen auf.

Die Zellen der Tertiärendodermis sind regelmäßig tangential gestreckt und besitzen eine u-förmige Verstärkung. Die äußere Tangentialwand bleibt in der Regel von der Verdickung ausgeschlossen, kann aber gelegentlich bei ein paar Zellen ebenfalls geringfügig verstärkt werden (Tafel 16 B). Die Tüpfelung ist gewöhnlich gut erkennbar. Durchlasszellen kommen bei beiden Arten vor. Tangentiale Teilungen einzelner Endodermiszellen konnten bei *Z. spectabilis* ausgemacht werden.

Der Perizykel ist für gewöhnlich einschichtig, wobei tangentielle Teilungen einzelner Perizykelzellen auch unabhängig von der Entstehung von Seitenwurzeln vereinzelt auftreten können. Die Zellwände des Perizykels bleiben stets unverholzt.

Im Zentralzylinder liegen die absoluten Werte der Xylem- und Phloempole zwischen mindestens 24 bei *Z. spectabile* und *Z. zerumbet* und höchstens 33 bei *Z. zerumbet*. Die Anordnung der Leitelemente im Querschnitt des Zentralzylinders ist ringförmig (Tafel 16 C).

Die peripher liegenden Leptominseln des Phloems sind im Querschnitt entweder rundlich oder länglich und erstrecken sich dann ein Stück weit zwischen die großen Metaxylemtracheen (Tafel 16 C). Der an den Perizykel angrenzende Teil der Leptome ist stets kleinzellig, der radiale deutlich großzelliger (Tafel 16 B). Abgetrennte, weiter zentral gelegene Leptomstränge fanden sich nicht. Die Tracheen und Tracheiden sind rund bis leicht

radial gestreckt. Bei einer Wurzel von *Z. zerumbet* lagen relativ kleine Xylemelemente zentralwärts der großen Metaxylemtracheen (Tafel 16 D). Die Verholzung des Grundgewebes des Zentralzylinders beginnt ringförmig im Bereich der Tracheen und kann sich bis zum Perizykel erstrecken. Das Markgewebe besteht aus relativ großen Zellen und bleibt, soweit beobachtbar, von der Sklerenchymatisierung ausgenommen (Tafel 15 C).

Meist dienen die Wurzeln von *Zingiber* nicht als Stärke speichernde Organe. Die lang gestreckten Stärkekörner treten jedoch gelegentlich gehäuft im unverholzten Markgewebe auf. Ca-Oxalat-Kristalle in Form von kleinen Körnchen, klein- oder grobkörnigem Gries oder einzelnen mehr oder weniger unregelmäßigen Quadern finden sich in Cortex und Zentralzylinder. Tannine kommen gewöhnlich ebenfalls sowohl im Cortex als auch im Zentralzylinder vor (Tafel 15 C). Im Rindenparenchym der beiden Species der Zingibereae treten in der Regel einige Ölzellen auf.

### **Alpinieae** (nach LARSEN et al. 1998)

Die Rhizodermis ist überwiegend sehr gut, selten nur in Resten erhalten (Tafel 17 A). Bei *Aframomum daniellii* und *Alpinia purpurata* sind die Wurzelhaare stellenweise zu einem dichten, die Wurzel umschließenden Filz verwoben (Tafel 17 B). Die Exodermis kann deutlich einschichtig (Tafel 17 A) oder auch mehrschichtig sein (Tafel 17 B). Ihre Zellwände sind meist unverstärkt, können aber eine schwache, gleichmäßige Verdickung und Verholzung erfahren. Bei *Burbridgea schizocheila* und *Siamanthus siliquosus* sind die Exodermiszellen überdurchschnittlich groß (Tafel 18 A), bei *Etlingera elatior* besonders klein und häufig mit Tanninen gefüllt (Tafel 18 B). Die Bildung eines Periderms als tertiäres Abschlussgewebe war nirgends festzustellen.

Im äußeren Rindengewebe wird bei der Mehrzahl der Arten ein mehrschichtiger Sklerenchymring ausgebildet. Er kann direkt an die Exodermis anschließen wie bei *Alpinia*, *Burbridgea* und *Siamanthus* (Tafel 18 A) oder mehr oder weniger deutlich durch wenige Schichten unverholzten Rindenparenchyms von ihr getrennt sein wie bei *Amomum*, *Elettaria*, *Etlingera* und *Renealmia* (Tafel 18 B). Die Zellwandverdickung erfolgt gleichmäßig. Die Zellen des Sklerenchymrings sind bei *Siamanthus siliquosus* besonders stark abgerundet, sodass sich zwischen den Zellen Interzellularen bilden, die häufig mit Tanninen gefüllt sind. Der Sklerenchymring ist bei einigen Arten noch nicht in allen Wurzeln entwickelt und häufig nur in Ansätzen, d.h. aufgrund einiger verholzter Zellen erkennbar. Bei *Aframomum* und zwei Species von *Alpinia* konnten keinerlei Anhaltspunkte für die Ausbildung eines Sklerenchymrings festgestellt werden. Lakunen im mittleren Cortex finden sich meist bei *Aframomum daniellii*, *Alpinia sanderae* und *Renealmia thyrsoides*. Zahlreiche, um ein Vielfaches vergrößerte Cortexzellen gibt es bei *Alpinia elwesii* und *A. malaccensis*. Eine mäßige Besiedelung durch Mykorrhiza-Pilze, die eine VA-Mykorrhiza ausbilden, konnte bei *A. sanderae* und *Burbridgea* beobachtet werden. Die Zellen des inneren Rindengewebes sind mehr oder weniger ordentlich in konzentrischen Kreisen und radialen Reihen angeordnet und gewöhnlich tangential gestreckt (Tafel 18 C). Einzelne bis mehrere o-förmig verstärkte Zellen, die direkt an die Endodermis anschließen, treten außer bei *A. malaccensis*, *A. purpurata*, *A. zerumbet* und *Elettaria cardamomum* bei allen übrigen Arten auf. Bei *S. siliquosus* kann es zur Bildung eines mehrschichtigen Sklerenchymrings im inneren Cortex kommen (Tafel 18 D).

Die Zellen der Tertiärendodermis sind bei *Aframomum*, *Alpinia*, *Amomum*, *Etlingera* und *Renealmia* gewöhnlich tangential gestreckt (Tafel 18 C). Bei *Burbridgea* und *Elettaria* finden sich neben Wurzeln mit tangential gestreckten auch solche mit überwiegend quadratischen

Endodermiszellen. Bei *Siamanthus* herrschen eindeutig im Querschnitt mehr oder weniger quadratische bis leicht radial gestreckte Endodermiszellen vor (Tafel 18 D). Es handelt sich bei allen Gattungen um eine typische U-Endodermis, bei der die äußere Tangentialwand unverstärkt bleibt und die Tüpfelung der verholzten Zellwände gut erkennbar ist. *Siamanthus* besitzt die mit Abstand dicksten inneren Tangentialwände. Durchlasszellen kommen bei knapp der Hälfte der Arten von *Alpinia*, ebenso bei *Amomum*, *Burbidgea*, *Elettaria* und *Renealmia* vor. Tangentiale Teilungen einzelner bis mehrerer Endodermiszellen konnten oft beobachtet werden und treten bei allen Species auf (Tafel 18 C und D).

Der Perizykel ist meist einschichtig, wobei einzelne bis mehrere tangential geteilte Perizykelzellen häufig vorkommen (Tafeln 18 C und D). Ein stellenweise deutlich zweischichtiger Perizykel findet sich bei *A. zerumbet* und *Etlingera* (Tafel 18 E). Die Zellwände vereinzelter bis vieler Perizykelzellen können bei *Aframomum sceptrum*, *Alpinia calcarata*, *A. sanderae*, *Amomum*, *Burbidgea*, *Elettaria*, *Etlingera*, *Renealmia* und *Siamanthus* eine Verstärkung erfahren (Tafel 18 C, D und E).

Die absoluten Werte der Xylem- und Phloempole im Zentralzylinder bewegen sich zwischen mindestens 16 bei *A. elwesii* und höchstens 71 bei *Etlingera*. Die Leitelemente sind ringförmig im Querschnitt des Zentralzylinders angeordnet. Nur bei *Etlingera* finden sich innerhalb des Rings der großen Metaxylemtracheen bei allen untersuchten Wurzeln einzelne ins Markgewebe eingestreute Tracheen (Tafel 17 C).

Die peripheren Leptominseln des Phloems sind im Querschnitt rundlich oder leicht bis stark radial gestreckt. Gewöhnlich sind die weiter zentral gelegenen Bereiche der Leptome deutlich großzelliger als die randlichen (Tafel 18 E), nur bei manchen Arten von *Alpinia*, sowie bei *Burbidgea* und *Siamanthus* kommen in der Regel keine stark vergrößerten Zellen vor (Tafel 18 D). Abgetrennte, weiter zentral gelegene Leptomstränge können fehlen, meist gibt es einzelne bis mehrere pro Wurzel (Tafel 18 F). Auffallend viele konnten bei *Alpinia purpurata*, *A. sanderae*, *Amomum*, *Etlingera* und *Renealmia* ausgemacht werden (Tafel 19 A und B). Diese Leptomstränge sind meist großzellig und nur bei *A. purpurata* und *A. sanderae* kleinzellig. Bei *Aframomum* und *Elettaria* umschließt gelegentlich ein bogenförmig ausgedehnter Leptombereich ausgehend von zwei Phloempolen einen Xylempol (Tafel 18 F). Bei *Etlingera* gruppieren sich die Leptomstränge mehr oder weniger kreisförmig um die Metaxylemtracheen (Tafel 19 B). Die Tracheen und Tracheiden sind im Querschnitt rund, oval oder leicht radial gestreckt. Thyllenbildung in einzelnen Tracheen konnte bei *Aframomum sceptrum*, *Alpinia calcarata* und *A. sanderae* beobachtet werden. Da die Verholzung im untersuchten Material schon weit fortgeschritten ist, kann über den Beginn der Sklerenchymatisierung des Grund- und Markgewebes keine Aussage gemacht werden. In der Regel bildet sich ein dicker Sklerenchymring, in den die Tracheen eingebettet sind und der sich meistens bis zum Perizykel erstreckt (Tafel 18 F). Bei *Alpinia elwesii* und *Burbidgea* verholzt das Markgewebe etwa zur selben Zeit wie die an den Perizykel anschließenden Bereiche, bei *Aframomum sceptrum* sogar davor. Bei *Siamanthus* ist zu erkennen, dass innerhalb des Sklerenchymrings zerstreut einige Zellen des Markparenchyms verholzen (Tafel 19 C). Bei *Elettaria* schließt der Sklerenchymring mit einer Wellenlinie, die an Globbeae erinnert, an das Markgewebe an (Tafel 18 F). *Etlingera* bietet ein ganz eigenes Bild. Wie bereits erwähnt sind einzelne Tracheen ins Markparenchym eingestreut. Jede ist von einem eigenen Sklerenchymring umgeben, der meist von mehreren Leptomsträngen durchzogen ist (Tafeln 17 C und 19 B).

Die Wurzeln der Alpinieae dienen gewöhnlich nicht als Stärkespeicher. Einzelne mit rundlichen Stärkekörnern gefüllte Zellen konnten nur gelegentlich bei *Aframomum*, *Alpinia*

und *Burbidgea* nachgewiesen werden. Ca-Oxalat kommt in allen Gattungen im Cortex, selten auch im Zentralzylinder als Plättchen, unregelmäßige Quader, Körnchen oder grober Gries vor, meist allerdings in geringen Mengen. Nur die Wurzeln von *Alpinia zerumbet* beinhalten auffallend viele Kristalle in Form von Quadern und Plättchen. Tannine konnten in allen Species in der Regel sowohl im Cortex als auch im Zentralzylinder beobachtet werden, wobei *Renealmia* ausgesprochen tanninarm ist. Bei *Burbidgea* und *Siamanthus* reichern sich die Gerbstoffe fast ausschließlich in Zellen des Zentralzylinders an. *Siamanthus* kann zusätzlich im Bereich der Sklerenchymringe im äußeren Rindengewebe und im Zentralzylinder Tannine in den Interzellularen beinhalten (Tafeln 18 A und 19 C). Bei *Aframomum daniellii*, *Amomum*, *Elettaria* und *Etlingera* konnte eine Häufung von gerbstoffhaltigen Zellen in der Rhizodermis (Tafel 17 A), bei *Amomum* und *Etlingera* auch in der Exodermis festgestellt werden (Tafel 18 B). Bei den Arten der Alpinieae finden sich zahlreiche Ölzellen im Rindenparenchym.

### 3.3.6 Costaceae

Die Rhizodermis ist überwiegend relativ gut (Tafel 20 A) oder wenigstens in Resten erhalten und nur bei *Costus letestui* vollständig abgestorben (Tafel 20 B). Die Exodermis besteht immer aus mehreren Schichten. Die Wände der Exodermiszellen sind fast überall bei *Costus* unverdickt, erfahren eine gleichmäßige Verstärkung (Tafel 20 A) oder eine Auflagerung von Schichten lediglich auf die äußeren Tangentialwände (Tafel 20 C). Eine Ausnahme stellt *C. letestui* dar, bei dessen deutlich verstärkten Zellwänden auch die inneren Tangentialwände dicker ausgebildet sein können (Tafel 21 A). Bei *Tapeinochilos* unterbleibt entweder die Verstärkung oder sie betrifft nur die äußeren Tangentialwände, bei *Dimerocostus strobilaceus* sind die Zellwandauflagerungen gleichmäßig (Tafel 22 A), bei *Monocostus uniflorus* fehlen sie. Unregelmäßige Peridermbildung im Bereich der Exodermis oder des Sklerenchymrings des äußeren Cortexes kommt bei folgenden Arten von *Costus* vor: *C. afer*, *C. deistelii*, *C. englerianus*, *C. letestui*, *C. lucanusianus*, *C. pictus* und *C. spec.* (Sill #115). Eine reguläre Korkschicht als tertiäres Abschlussgewebe hingegen konnte nur bei *T. spectabilis* innerhalb oder außerhalb des Sklerenchymrings gelegen (Tafel 22 B und C) und bei *Costus megalobractea* beobachtet werden. *D. strobilaceus*, *M. uniflorus* und *T. ananassae* weisen keine Anzeichen von Periderm auf.

Im äußeren Rindenparenchym wird bei der überwiegenden Anzahl der Arten von *Costus* und bei *T. spectabilis* ein mehrschichtiger Sklerenchymring angelegt (Tafel 20 A). Die Zellwandauflagerungen erfolgen gleichmäßig. Sind sie sehr stark ausgeprägt, können Schichtung und Tüpfelung deutlich ausgemacht werden. Bei *D. strobilaceus*, *M. uniflorus* und *T. ananassae* fehlt der Sklerenchymring. Bei *C. letestui* greift die Verholzung des äußeren Cortexes auch auf Exodermis und Periderm über und bildet so einen dicken sklerenchymatischen Zylinder (Tafel 21 A). Lakunen treten bei einigen *Costus* Arten, bei *D. strobilaceus*, *M. uniflorus* und *T. spectabilis* im mittleren bis inneren Cortexgewebe auf (Tafel 21 B). Zellgröße, -form und -anordnung des dünnwandigen Rindenparenchyms zeigen keinerlei Auffälligkeiten. Das Muster der im Querschnitt in konzentrischen Kreisen und radialen Reihen arrangierten Zellen des inneren Cortexes ist nicht sehr deutlich ausgeprägt. Die direkt an die Endodermis angrenzenden Zellen sind überwiegend tangential gestreckt und seltener mehr oder weniger quadratisch. Bei allen untersuchten Vertretern weisen einzelne bis viele von ihnen gleichmäßige Zellwandverstärkungen auf (Tafel 21 C).

Die Tertiärendodermis vom U-Typ besitzt überwiegend tangential (Tafel 21 C), aber auch häufig radial gestreckte Zellen. Die äußere Tangentialwand bleibt unverstärkt, die Tüpfelung der verdickten Wände ist gut erkennbar. Durchlasszellen kommen in der Regel vor und



konnten nur bei *C. pictus* und *M. uniflorus* nicht nachgewiesen werden. Tangentiale Teilungen einzelner Endodermiszellen sind sehr selten, wurden aber bei *C. letestui*, *C. longibracteolatus*, *C. lucanusianus*, *C. malortieanus*, *C. megalobracteata*, *C. pictus*, *D. strobilaceus*, *M. uniflorus* und *Tapeinochilos* beobachtet.

Der Perizykel ist für gewöhnlich einschichtig, wobei tangentielle Teilungen einzelner Perizykelzellen in allen vier Gattungen wiederholt vorkommen. Zellwandverstärkungen bei einzelnen bis vielen Perizykelzellen wurden bei *C. afer*, *C. deistelii*, *C. englerianus*, *C. letestui*, *C. megalobracteata*, *C. spiralis*, *D. strobilaceus*, *M. uniflorus* und *Tapeinochilos* gefunden. Die ersten verholzten Zellen können in allen Bereichen des Perizykels auftreten.

Die absoluten Werte der Xylem- und Phloempole im Zentralzylinder bewegen sich zwischen mindestens acht bei *C. englerianus* und *C. spec.* (Sill #115) und höchstens 22 bei *C. longibracteolatus*, *C. lucanusianus*, *C. malortieanus* und *T. spectabilis*. Die Anordnung der Leitelemente im Querschnitt des Zentralzylinders ist in der Regel ringförmig. Einzelne Tracheen im Inneren des Metaxylemtracheenrings traten nur bei *C. letestui* und *C. lucanusianus* auf (Tafel 21 D).

Die peripher liegenden Leptominseln des Phloems sind bei *Costus*, *M. uniflorus* und *Tapeinochilos* stets kleinzellig (Tafel 21 C), bei *D. strobilaceus* hingegen überwiegend großzellig (Tafel 21 E). Sie sind im Querschnitt oftmals rundlich bis breit dreieckig (Tafel 21 F), können sich aber manchmal auch deutlich radial bis zwischen die großen Metaxylemtracheen erstrecken (Tafel 21 D). Zentralwärts abgetrennte Leptomstränge konnten nirgends beobachtet werden. Tracheiden und Tracheen sind meist leicht radial gestreckt, seltener rund. In einer Wurzel von *D. strobilaceus* wurde Thyllenbildung in den Metaxylemtracheen ausgemacht (Tafel 21 E). Die Sklerenchymatisierung des Grund- und Markgewebes des Zentralzylinders ist im zur Verfügung stehenden Material bereits so weit fortgeschritten, dass über den Beginn der Verholzung keine Angaben gemacht werden können. Typischerweise findet sich bei *Costus* und *Tapeinochilos* ein dicker Sklerenchymring, wobei die Verholzung meist weder Perizykel noch Markparenchym des Zentralzylinders erreicht hat. Häufig sind zusätzlich vereinzelt dickwandige Zellen im ansonsten dünnwandigen Markgewebe eingestreut (Tafel 23 A). *C. longibracteolatus* besitzt einige endodermisartige Zellen mit deutlicher Verstärkung der äußeren Tangentialwände, die den Sklerenchymring vom unverholzten Markparenchym trennen (Tafel 23 B). *C. afer* und *T. spectabilis* können bereits einzelne verholzte Zellen, die an den Perizykel angrenzen, aufweisen, obwohl die Verholzung im Zentrum noch nicht angelangt ist (Tafel 23 A). Bei *C. spiralis* erstreckt sich die Verholzung ziemlich gleichzeitig bis zum Perizykel und den letzten unverholzten Zellen im Markgewebe. Bei *C. englerianus*, *C. letestui*, *C. spec.* (Sill #115), *D. strobilaceus* und *Monocostus* ist das Markparenchym gewöhnlich vollständig sklerenchymatisiert, bevor sich verholzte Zellen am Perizykel finden lassen.

Die Wurzeln der Costaceae dienen überwiegend nicht als Organe der Stärkespeicherung. Bei den meisten Arten lassen sich zwar einzelne runde bis längliche Stärkekörner finden, mit Stärke voll gepackte Zellen wurden hingegen nur bei wenigen Species beobachtet. Wird der Reservestoff im Zentralzylinder gespeichert, so beschränkt sich dies nahezu ausschließlich auf das unverholzte Markparenchym. Ca-Oxalat-Kristalle in Form von kleinen Körnchen, Gries oder einzelnen mehr oder weniger unregelmäßigen Quadern kommen bei fast allen Vertretern im Cortex, manchmal auch im Zentralzylinder vor. Kristallnadeln konnten nur bei *C. letestui* ausgemacht werden. Meist treten die Kristalle sehr vereinzelt, seltener gehäuft auf. Auffallend große und viele Kristalle fanden sich bei *D. strobilaceus*. Tannine sind sowohl im Cortex als auch im Zentralzylinder gewöhnlich reichlich vorhanden (Tafel 20 A).

### 3.3.7 Marantaceae

Die Rhizodermis ist oftmals sehr gut bis gut (Tafel 24 A), seltener nur in Resten und nur bei wenigen Arten überhaupt nicht mehr erhalten. Ein gegabeltes Wurzelhaar konnte eindeutig bei *Stromanthe jacquinii* beobachtet werden. Die Exodermis besteht in der Regel aus mehreren Schichten und ist nur bei *Pleistachya pruinosa*, *Halopegia azurea* und *Thalia* deutlich einschichtig. Die Zellwände der Exodermiszellen von *P. pruinosa* und *H. azurea* weisen durchwegs eine gleichmäßige Verdickung auf (Tafel 24 A). Bei *Thalia* sind die Exodermiszellen weit überdurchschnittlich groß und ihre Zellwände stets unverstärkt (Tafel 24 B). Die Zellwände der mehrschichtigen Exodermen erfahren gewöhnlich eine leichte, gleichmäßige Verstärkung (Tafel 24 C), selten bleiben sie unverdickt. Bei *Ataenidia conferta* fallen die Auflagerungen auf die tangentialen Zellwände häufig stärker aus als auf die radialen (Tafel 25 A). Die Bildung eines Periderms als tertiäres Abschlussgewebe war nirgends festzustellen.

Im äußeren Cortex wird bei allen Species, abgesehen von *Maranta leuconeura* (Tafel 26 A), ein ein- bis mehrschichtiger Sklerenchymring angelegt. In der Regel sind die Zellen des Sklerenchymrings deutlich kleiner als die Exodermis- bzw. unverholzten Cortexzellen. Nur bei *Maranta arundinacea* ist der verholzte Bereich der äußeren Rinde nicht derart klar aufgrund der Zellgröße abgegrenzt. Abgesehen davon findet sich auch in keiner der untersuchten Wurzeln von *M. arundinacea* ein geschlossener Sklerenchymring. Bei den anderen Gattungen schließt der Sklerenchymring gewöhnlich direkt an die Exodermis an (Tafel 26 B), nur bei etwa der Hälfte der Arten von *Calathea* ist der Sklerenchymring durch eine bis wenige Schichten unverholzten Rindenparenchyms von ihr getrennt (Tafel 24 C). Die Wandverdickung der verholzten Zellen erfolgt gleichmäßig. Bei allen Gattungen, abgesehen von *Ctenanthe* und *Thaumatococcus*, aber nicht unbedingt bei allen Vertretern der jeweiligen Gattung konnten bei einer oder mehreren Wurzeln Lakunen im Cortex beobachtet werden. Meist durchziehen sie das mittlere und innere Rindengewebe, können sich aber auch, wie bei *Thalia*, vom äußeren bis zum inneren Cortex erstrecken (Tafel 25 B). Häufig finden sich nur noch speichenartige Gewebereste zwischen den einzelnen Lakunen. Zellgröße, -form und -anordnung des dünnwandigen Rindenparenchyms zeigen keine Auffälligkeiten. Eine starke Besiedelung durch Mykorrhiza-Pilze konnte in je einer Wurzel von *Ctenanthe compressa* und *C. setosa* ausgemacht werden (Tafel 26 B). Im inneren Cortex ist das Muster der im Querschnitt in konzentrischen Kreisen und radialen Reihen arrangierten Zellen meist recht ordentlich ausgeprägt, besonders auffallend aber beispielsweise bei *Calathea cylindrica*, *C. zebrina*, *Hypselodelphys scandens* und *Halopegia* (Tafel 26 C). Die direkt an die Endodermis anschließenden Zellen sind in der Regel tangential gestreckt und nur selten eher quadratisch. Zellwandverstärkungen im inneren Cortex kommen für gewöhnlich vor und fehlen lediglich bei *Donax canniformis*, *Marantochloa* und *Thalia*. Die Zellwandverdickungen sind meistens u-förmig (Tafel 25 C), bei *Ataenidia* und drei Arten von *Calathea* dagegen o-förmig (Tafel 25 D). Manchmal sind nur wenige Zellen von der Wandverstärkung betroffen. Häufig und in allen untersuchten Gruppen kommt es zur Ausbildung eines ein- bis mehrschichtigen Sklerenchymrings im inneren Rindengewebe (Tafel 26 C).

Die Zellen der Endodermis sind fast immer tangential gestreckt. Bei den voll ausgereiften Endodermen von *Ataenidia*, *Calathea*, *Donax* und *Marantochloa* handelt es sich um Tertiärendodermen vom U-Typ (Tafel 25 D) und bei *Maranta leuconeura*, *Ctenanthe* und *Halopegia* um solche vom O-Typ (Tafel 25 C). Bei Endodermen mit u-förmig verdickten Zellwänden bleiben die äußeren Tangentialwände häufig unverstärkt, können aber gelegentlich ebenfalls deutliche Auflagerungen erfahren, sodass kaum noch ein Zelllumen

erkennbar bleibt, wie beispielsweise bei *C. cylindrica* (Tafel 26 C). Bei etwa einem Drittel der Arten waren die Endodermen noch nicht vollständig ausgereift, sodass keine eindeutigen Aussagen über den Typ gemacht werden können. Die Wurzeln sind in diesen Fällen zu jung, um zu klären, ob sich die gleichmäßig schwach verdickten Zellen der sekundären Endodermen (Tafel 25 E) zu deutlich o-förmig oder u-förmig verstärkten entwickeln würden. In der Regel finden sich Tertiärendodermen bevor sich im inneren Cortex ein Sklerenchymring ausbildet (Tafel 25 F), aber sowohl bei *Ctenanthe* und *Stromanthe* als auch bei *Hypselodelphys* und *Sarcophrynium* verholzen die inneren Rindenschichten tendenziell vor den Endodermiszellen (Tafel 25 E). Bei *Thalia* gibt es keinerlei Anzeichen für eine Verholzung von innerem Cortex oder Endodermis (Tafel 27 A). Auch bei *Maranta arundinacea* wurden nur Primär- bzw. Sekundärendodermen gefunden. Die Tüpfelung der Zellwände ist bei u-förmig verstärkten Endodermiszellen meist gut erkennbar. Durchlasszellen sind häufig und konnten nur bei *A. conferta*, *Calathea applicata* und *C. micans* nicht ausgemacht werden. Tangentiale Teilungen einzelner Endodermiszellen wurden bei allen Species abgesehen von *D. canniformis* gefunden.

Der Perizykel ist deutlich einschichtig, wobei tangentielle Teilungen einzelner Perizykelzellen in allen Gattungen gelegentlich vorkommen (Tafel 25 E). Wandverstärkungen einzelner bis vieler Perizykelzellen treten bei *Ataenidia*, *Calathea*, *Pleiostachya*, *Donax*, *Maranta leuconeura*, *Marantochloa mannii*, *Ctenanthe compressa*, *C. oppenheimiana*, *C. pilosa*, *C. setosa* und *Halopegia* auf (Tafel 25 F).

Im Zentralzylinder liegen die absoluten Werte der Xylem- und Phloempole zwischen mindestens acht bei *Calathea micans* und höchstens 31 bei *A. conferta*. Die Anordnung der Leitelemente im Querschnitt des Zentralzylinders ist fast ausnahmslos ringförmig. Nur bei einer Wurzel von *Ctenanthe oppenheimiana* fand sich eine Trachee bzw. Tracheide innerhalb des Metaxylemtracheenrings inmitten des verholzten Markgewebes (Tafel 27 B).

Die peripher liegenden Leptominiseln des Phloems sind im Querschnitt überwiegend rundlich bis mehr oder weniger deutlich radial gestreckt (Tafel 24 A), seltener dreieckig. Nur bei *Hypselodelphys* (Tafel 27 C) und *Sarcophrynium* (Tafel 25 E) dehnen sie sich eindeutig tangential aus. Im randlichen Bereich sind die Leptome stets kleinzellig. Die Zellen des weiter zentralwärts verlaufenden Teils können kaum bis leicht vergrößert sein, wie bei etwa der Hälfte der Arten, darunter die meisten Species von *Calathea*, *Ischnosiphon*, je einer Art von *Maranta*, *Ctenanthe* und *Stromanthe* und zwei der drei Species von *Thalia* (Tafel 27 D). Bei der anderen Hälfte der Arten sind die Zellen der weiter zentral verlaufenden Leptombereiche deutlich größer, darunter *Ataenidia*, wenige Arten von *Calathea*, *Pleiostachya*, *Donax*, *Sarcophrynium*, eine Art von *Maranta*, *Marantochloa*, die meisten Species von *Ctenanthe* und *Stromanthe*, eine Art von *Thalia*, *Halopegia* und *Thaumatococcus* (Tafel 25 F). Zentralwärts abgetrennte Leptomstränge finden sich vereinzelt in der *Calathea*- und *Myrosoma*-Gruppe (nach ANDERSSON 1998) (Tafel 27 B), sowie in Vielzahl und teilweise relativ weit im Zentralzylinder zerstreut bei *Hypselodelphys*, *Sarcophrynium* und *Thaumatococcus* (Tafel 28 A). Diese Leptomstränge sind gewöhnlich rundlich, oval bis radial gestreckt und enthalten eine, wenige (Tafel 28 A), mehrere (Tafel 28 B) oder viele (Tafel 25 E) Siebröhren. Die Tracheen und Tracheiden sind rundlich bis oval, selten leicht radial gestreckt. Da die Verholzung des Zentralzylinders im untersuchten Material schon weit fortgeschritten ist, kann über den Beginn der Sklerenchymatisierung des Grund- und Markgewebes keine Aussage gemacht werden. Das Markgewebe ist überall bereits verholzt, abgesehen von zwei Wurzeln von *Hypselodelphys* (Tafel 28 B). Die Sklerenchymatisierung reicht meist bis oder fast bis zum Perizykel. Bei *Hypselodelphys* kann die Verholzung entweder erst das Markgewebe oder erst den Perizykel erreichen.

Die Wurzeln der Marantaceae dienen in der Regel nicht als Organe der Stärkespeicherung. Mit rundlichen Stärkekörnern gefüllte Zellen finden sich nur bei *Calathea*, *Pleiostachya*, *Thalia* und *Thaumatococcus*. Ca-Oxalat-Kristalle in Form von winzigen Körnchen kommen in allen Species sowohl im Cortex als auch im Zentralzylinder vor. Kleinkörniger Gries, einzelne dicke Nadeln oder unregelmäßig geformte Quader sind eher selten. Auffallend viele Kristalle konnten nur bei *C. oppenheimiana* als Anhäufung dicker Nadeln bzw. Stäbchen und bei *Thaumatococcus* als aus Plättchen bestehender Kristallgries ausgemacht werden. Gerbstoffe finden sich meist in Cortex und Zentralzylinder, selten nur in einem der beiden Bereiche. Bei *Ataenidia* fällt auf, dass sich besonders viel Tannin in den Zellen des im äußeren Cortex gelegenen Sklerenchymrings anreichert (Tafel 28 C). Bei *Maranta*, der *Myrosoma*-Gruppe (nach ANDERSSON 1998), *Halopegia* und *Thaumatococcus* konnte hingegen kein Tannin nachgewiesen werden.

### 3.3.8 Cannaceae

Die Rhizodermis ist überwiegend nicht mehr oder sehr schlecht erhalten. Die Exodermis besteht stets aus mehreren Schichten (Tafel 29 A). Die Zellwände der Exodermiszellen sind gewöhnlich unverdickt, können jedoch eine leichte, gleichmäßige Verstärkung erfahren. Peridermbildung war nirgends zu beobachten.

Im äußeren Rindenparenchym wird bei keiner der zur Verfügung stehenden Species ein Sklerenchymring angelegt. Lakunen treten bei den meisten Arten auf, wobei nicht alle untersuchten Wurzeln einer Species Lakunen aufweisen müssen. Nur bei *Canna indica* und *C. paniculata* fehlen sie vollständig. Entweder durchziehen die Lakunen lediglich das mittlere Cortexgewebe (Tafel 30 A), oder sie erstrecken sich vom äußeren bis zum inneren Rindenparenchym. Im Extremfall verbleiben zwischen den einzelnen Lakunen oft nur noch speichenartige Gewebereste, wie beispielsweise bei *C. flaccida* (Tafel 30 B). Das dünnwandige Cortexgewebe weist in Zellform, -größe und -anordnung keine Besonderheiten auf. In einer Wurzel von *C. flaccida* fand sich eine starke Besiedelung durch Mykorrhiza-Pilze, die eine deutliche VA-Mykorrhiza ausbildeten. Das Muster der im Querschnitt in radialen Reihen und konzentrischen Kreisen arrangierten Zellen des inneren Cortexes ist mehr oder weniger ordentlich ausgeprägt. Die Zellen der direkt an die Endodermis anschließenden Zellschicht sind gewöhnlich tangential gestreckt oder annähernd quadratisch (Tafel 29 B). Gleichmäßige Zellwandverstärkungen einiger Zellen finden sich ausschließlich bei *C. paniculata*.

Die Endodermiszellen sind fast ausnahmslos tangential gestreckt. Primär- bzw. Sekundärendodermen fanden sich in den Wurzeln von vier der sieben Arten (Tafel 29 C), wobei die Endodermen je einer Wurzel von *C. limbata* und *C. lutea* bereits einzelne schwach u-förmig verstärkte Zellen besaßen. *C. indica*, *C. paniculata* und *C. tuerckheimii* wiesen im voll ausgereiften Zustand eine Tertiärendodermis vom U-Typ auf (Tafel 30 C). Die äußeren Tangentialwände der Zellen bleiben stets unverstärkt, die Tüpfelung der verdickten Wände ist mehr oder weniger gut erkennbar. Durchlasszellen und tangentiale Teilungen einzelner Endodermiszellen kommen regelmäßig vor.

Der Perizykel ist für gewöhnlich einschichtig, wobei tangentiale Teilungen einzelner Perizykelzellen bei allen Vertretern der Familie auftreten können. Zellwandverstärkungen im Perizykel hingegen konnten nirgends beobachtet werden.

Im Zentralzylinder bewegen sich die absoluten Werte der Xylem- und Phloempole zwischen mindestens acht bei *C. flaccida* und höchstens 22 bei *C. brasiliensis*. Die Leitelemente im

Querschnitt des Zentralzylinders sind mehr oder weniger deutlich ringförmig angeordnet. Bei Wurzeln mit weniger als 14 Xylem- und Phloempole verdrängen die großen Metaxylemtracheen und das sie umgebende Xylemparenchym weitgehend das Markgewebe (Tafel 30 D).

Die peripher liegenden Leptominseln des Phloems sind im Querschnitt rundlich oder radial gestreckt. Der randliche Bereich der Leptome ist stets kleinzellig, der sich weiter zentralwärts ausdehnende enthält meist eine bis wenige große bis sehr große Siebröhren (Tafel 30 C). Zentralwärts abgetrennte Leptomstränge konnten nirgends ausgemacht werden. Tracheiden und Tracheen sind in der Regel rundlich bis oval. In manchen Tracheen einer Wurzel von *C. limbata* war Thyllenbildung erkennbar (Tafel 29 A). Die Verholzung des Grund- und Markgewebes des Zentralzylinders ist im zur Verfügung stehenden Material bereits so weit fortgeschritten, dass über den Beginn der Sklerenchymatisierung keine Angaben gemacht werden können. Das Markgewebe aller untersuchten Wurzeln ist bereits vollständig sklerenchymatisiert (Tafel 29 C). Teilweise reicht die Verholzung des Grundgewebes bis an den Perizykel.

Die Wurzeln der Cannaceae dienen nicht als Organe der Stärkespeicherung, da keine Stärkekörner nachgewiesen werden konnten. Ca-Oxalat-Kristalle kommen als winzige Körnchen sowohl im Cortex als auch im Zentralzylinder vor. Im Cortex finden sich in der Regel zusätzlich noch einzelne, größere und unregelmäßig geformte Quader und grober aus Plättchen, Splintern oder Nadeln bestehender Kristallgries. Tannine finden sich regelmäßig im Zentralzylinder (Tafel 29 C), im Rindengewebe sind die Gerbstoffe selten oder auch gar nicht anzutreffen.

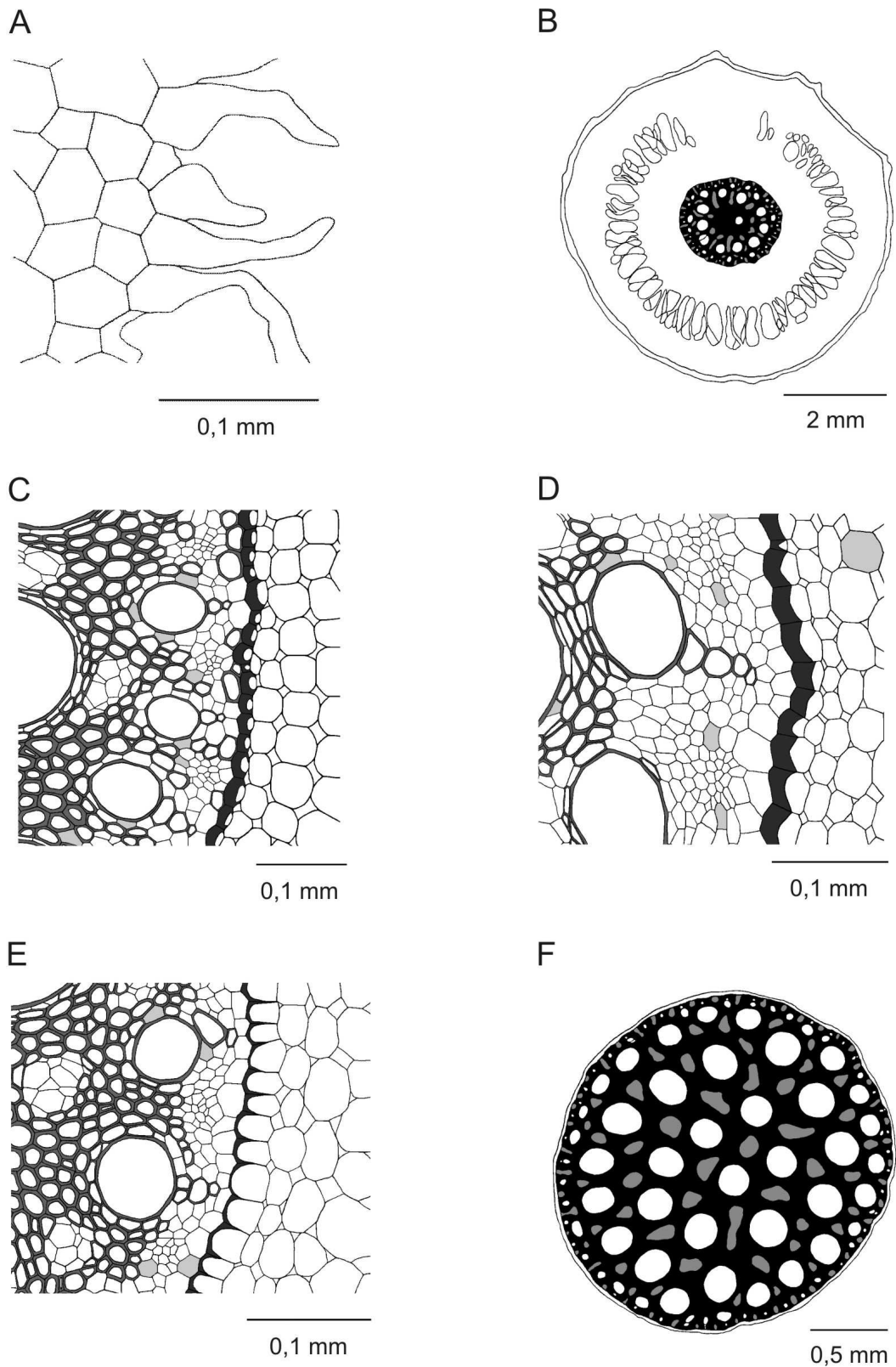
### 3.4 Tafeln

Erläuterungen zu den in den Legenden der Abbildungen verwendeten Abkürzungen finden sich unter 3.5.

Die Unterteilung der Zingiberaceae in Tribus ist wie im Kapitel 3.3.5 nach der traditionellen Klassifikation von LARSEN et al. (1998) erfolgt.

In den schematisierten Übersichtszeichnungen der Querschnitte der Wurzeln bzw. der Zentralzylinder sind verholzte Gewebe schwarz, das Phloem grau eingefärbt. In den zellgetreuen Abbildungen sind die Zellwände der Tertiärendodermen in anthrazit, verholzte Gewebe dunkelgrau, Casparysche Streifen mittelgrau und Tanninzellen hellgrau dargestellt. Ist in den Quer- und Längsschnitten eine Abfolge von unterschiedlichen Gewebstypen gezeichnet, so weist der rechte Rand der Abbildung stets in Richtung der Rhizodermis, der linke Rand hingegen zur Mitte der Wurzel.

In den Fotos sind für gewöhnlich verholzte Zellwände zartrosa bis kräftig rot und Zellwände aus Zellulose blau bis dunkelviolett. Die Tannine färben sich meist rot, seltener blau an, in ungefärbten Handschnitten sind sie gelb bis braun. Sind mehrere Gewebetypen abgebildet, so zeigt der nach außen weisende Teil der Wurzel im Foto nach unten oder nach rechts.



**Tafel 1: Musaceae**

**A** *Musa coccinea*, Rhizodermis mit Wurzelhaaren

**B** *Musa acuminata*, Wurzelquerschnitt mit Lakunen im mittleren Cortex

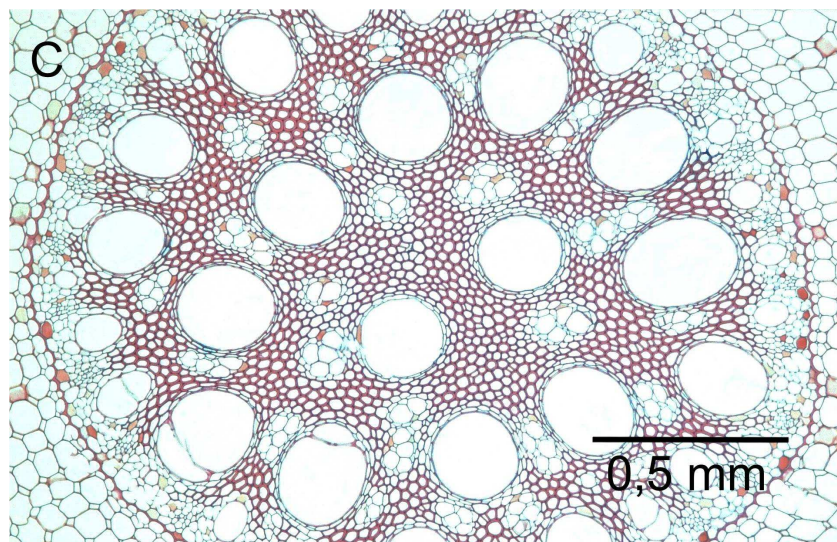
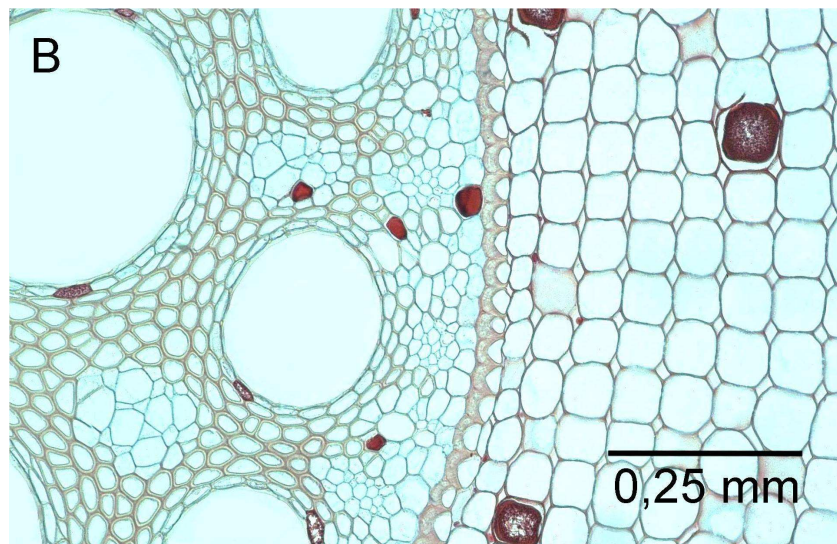
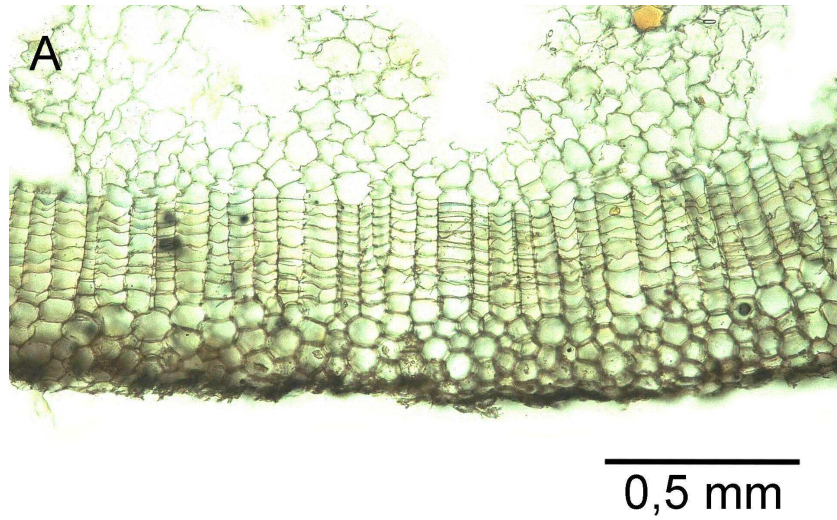
**C** *Musa rosacea*, gewöhnliche U-Endodermis, Perizykel z.T. verstärkt

**D** *Musella lasiocarpa*, U-Endodermis mit verholzten inneren Tangentialwänden

**E** *Musa coccinea*, U-Endodermis mit radial gestreckten Zellen

**F** *Musa basjoo*, Zentralzylinder mit dicht zerstreuten Leitelementen





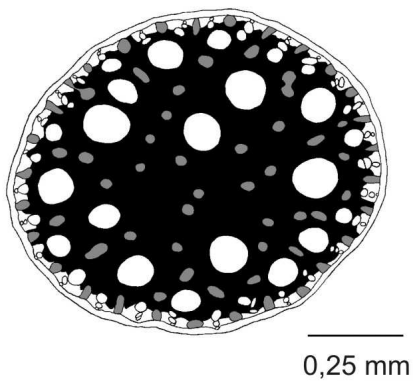
**Tafel 2:** Musaceae

**A** *Musella lasiocarpa*, Periderm (Handschnitt)

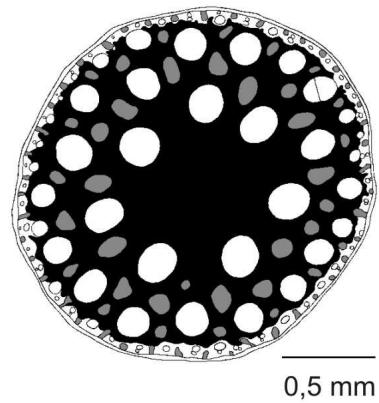
**B** *Musa basjoo*, U-Endodermis und regelmäßiger innerer Cortex

**C** *Musa rosacea*, Zentralzylinder mit zerstreuten Leitelementen

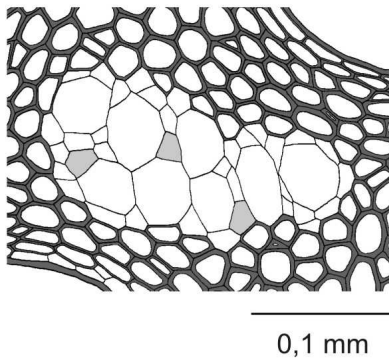
A



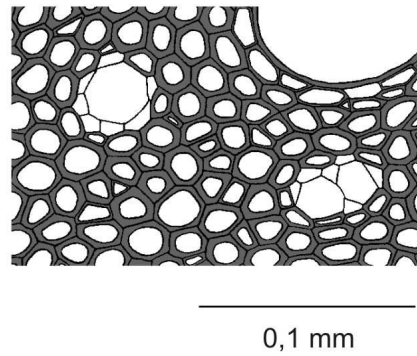
B



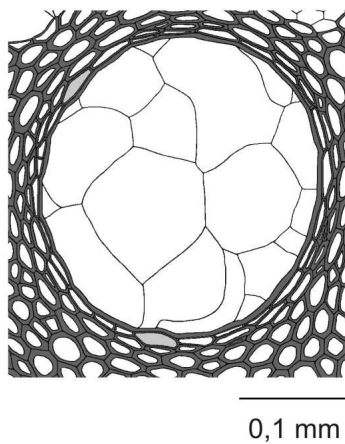
C



D



E



### Tafel 3: Musaceae

**A** *Musa coccinea*, Zentralzylinder mit locker zerstreuten Leitelementen

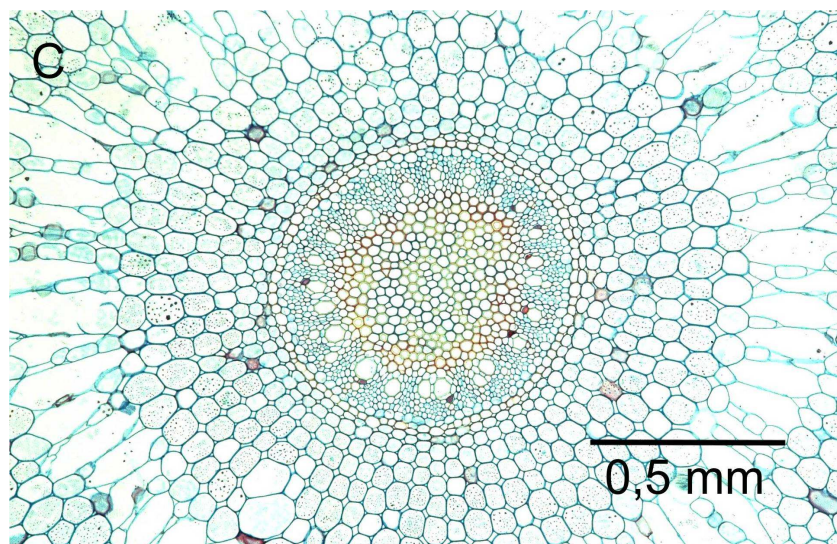
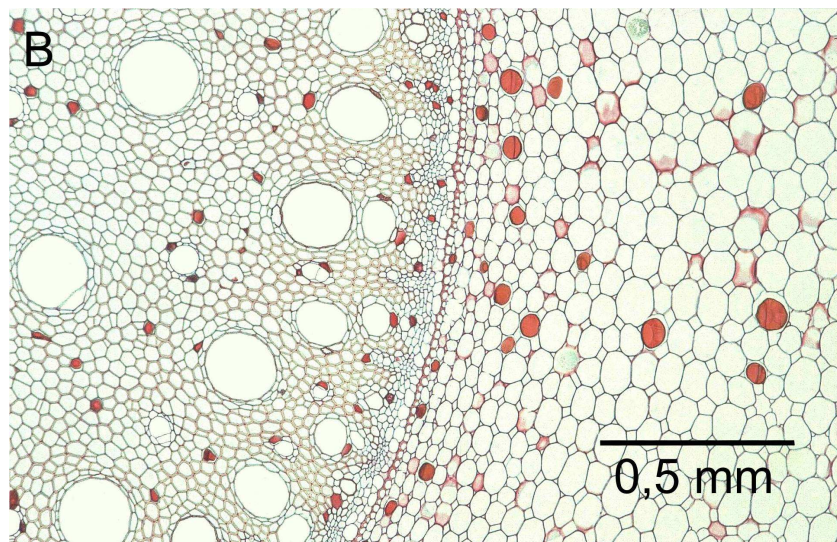
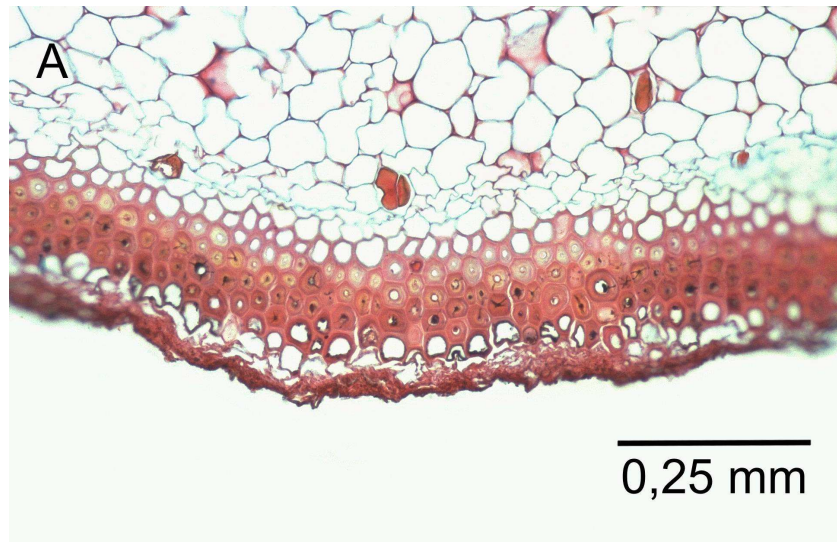
**B** *Musa paradisiaca*, Zentralzylinder mit ringförmig angeordneten Leitelementen

**C** *Musa basjoo*, zentrale Leptominsel mit mehreren Siebröhren

**D** *Musa coccinea*, zentrale Leptominseln mit ein bis zwei Siebröhren

**E** *Musa basjoo*, Thyllenbildung in Metaxylemtrachee



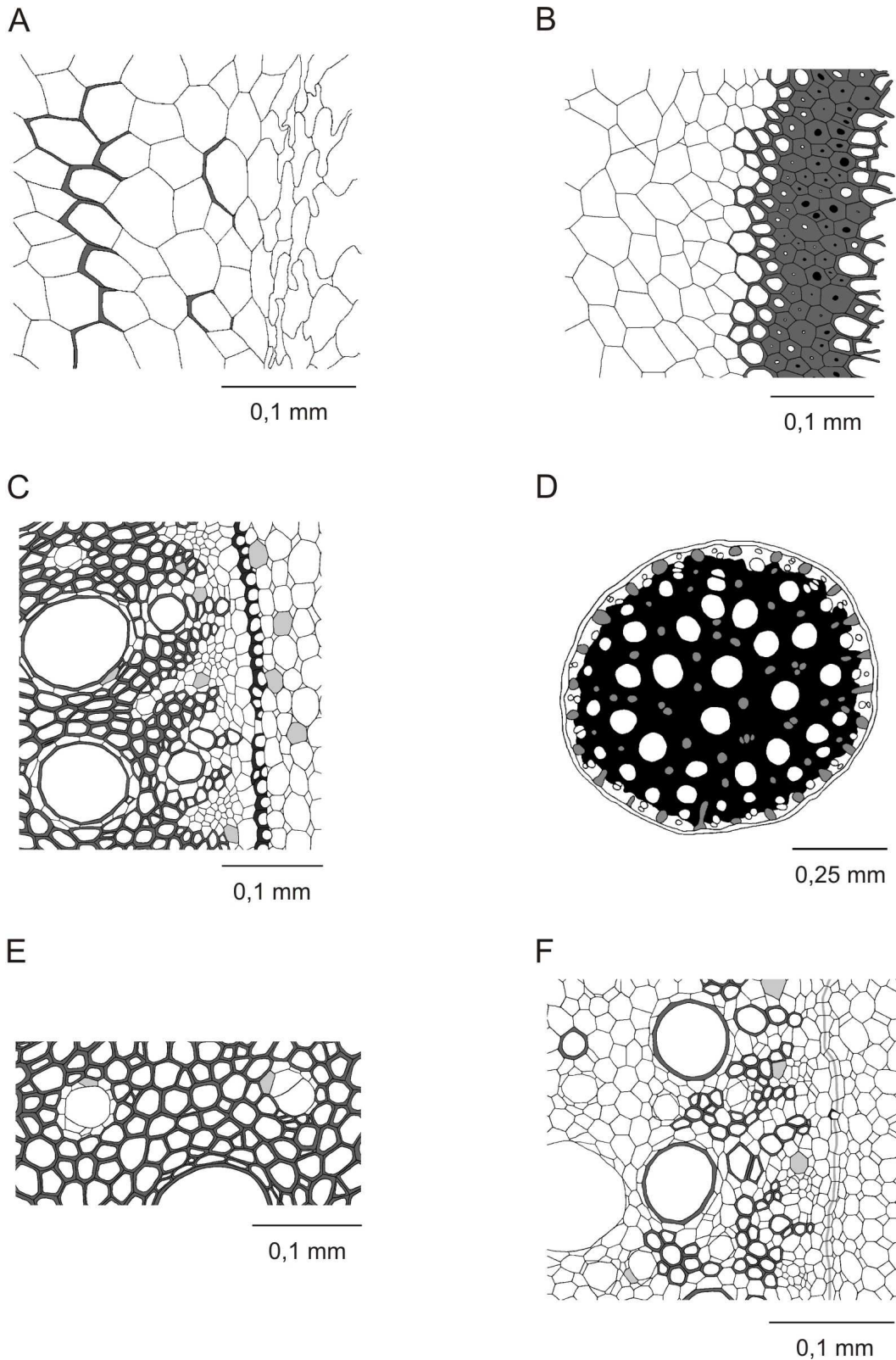


**Tafel 4:** Strelitziaceae, Lowiaceae

**A** *Strelitzia nicolai*, Abschlussgewebereste, Sklerenchymring

**B** *Strelitzia nicolai*, unregelmäßiger innerer Cortex, viel Tannin

**C** *Orchidantha maxillarioides*, Lakunen im Cortexgewebe



**Tafel 5:** Strelitziaceae

**A** *Ravenala madagascariensis*, Exodermisverstärkung (innere Tangentialwände)

**B** *Strelitzia nicolai*, Exodermisreste und Sklerenchymring im äußeren Cortex

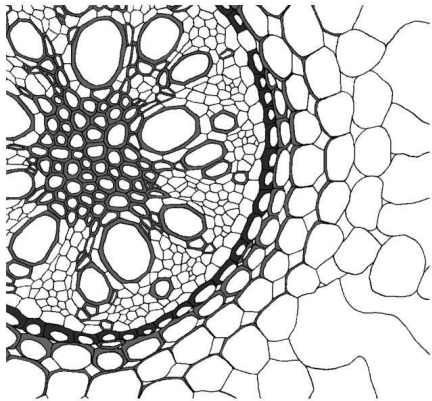
**C** *Strelitzia nicolai*, U-Endodermis mit tangential geteilter Endodermiszelle

**D** *Strelitzia reginae*, Zentralzylinder mit zerstreuten Leitelementen

**E** *Strelitzia nicolai*, zentrale Leptominiseln mit ein bis zwei Siebröhren

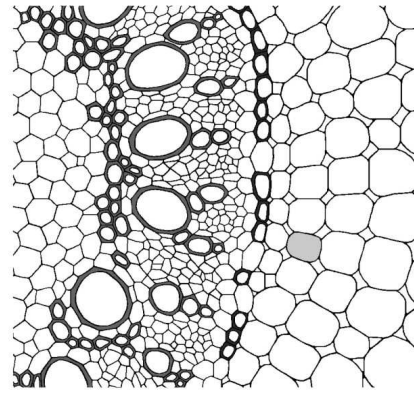
**F** *Ravenala madagascariensis*, Metaxylemtrachee noch nicht verholzt

A



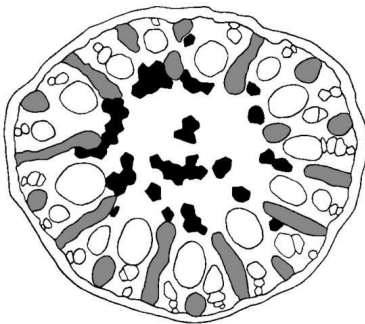
0,1 mm

B



0,1 mm

C



0,25 mm

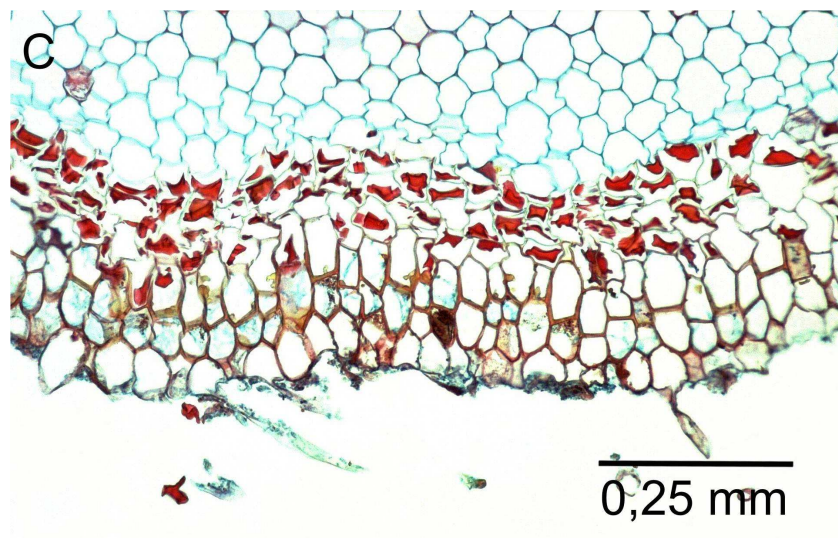
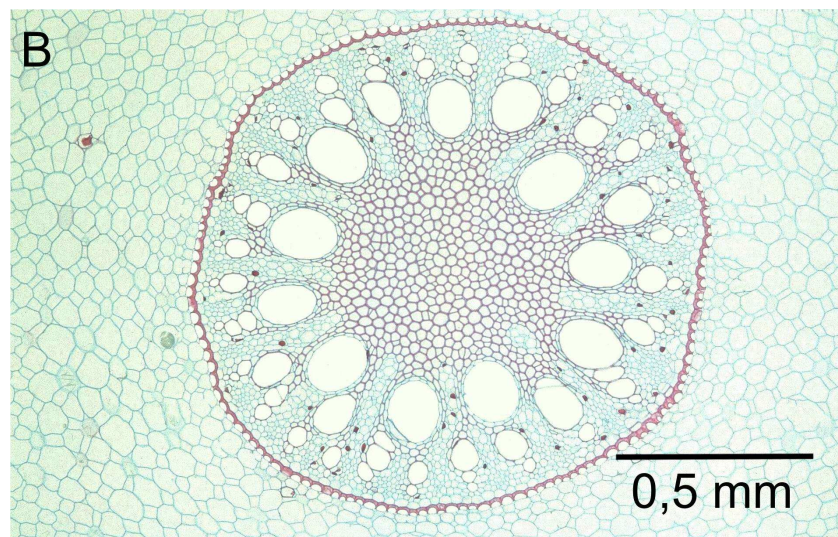
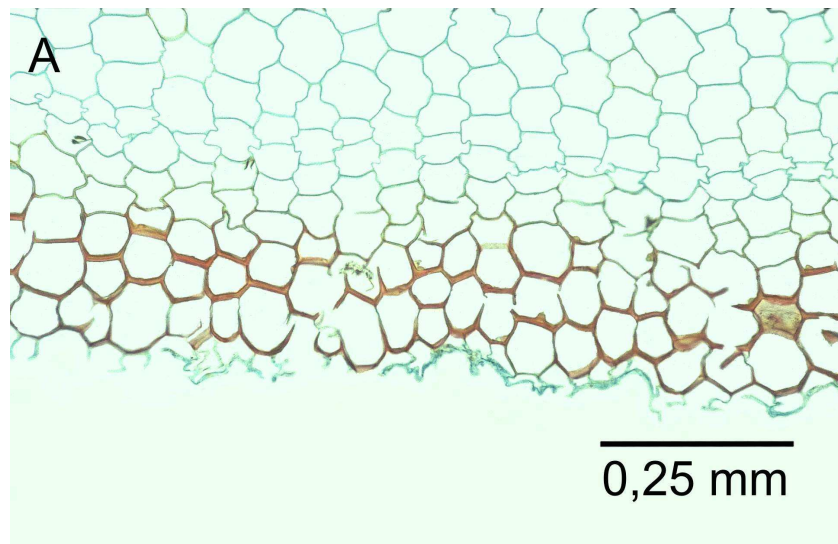
**Tafel 6:** Lowiaceae

**A** *Orchidantha fimbriata*, U-Endodermis und verholzter innerer Cortex

**B** *Orchidantha borneensis*, sekundäre Endodermis, Tanninzelle im Cortex

**C** *Orchidantha fimbriata*, Zentralzylinder mit beginnender Verholzung



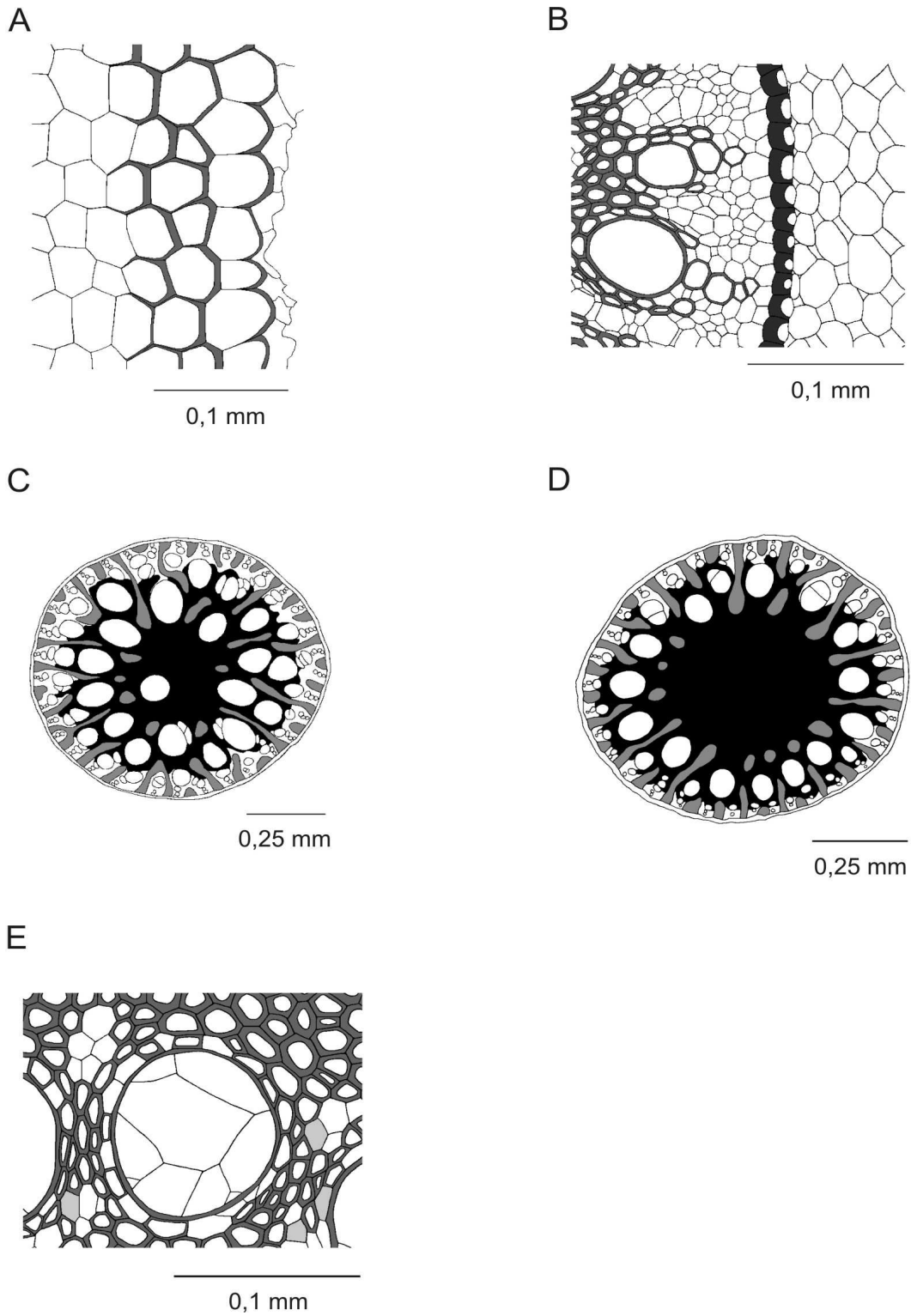


**Tafel 7: Heliconiaceae**

**A** *Heliconia pendula*, Rhizodermisreste und Exodermis

**B** *Heliconia wagneriana*, ringförmig angeordnete Leitelemente

**C** *Heliconia metallica*, Tannine im äußeren Cortexgewebe



**Tafel 8:** Heliconiaceae

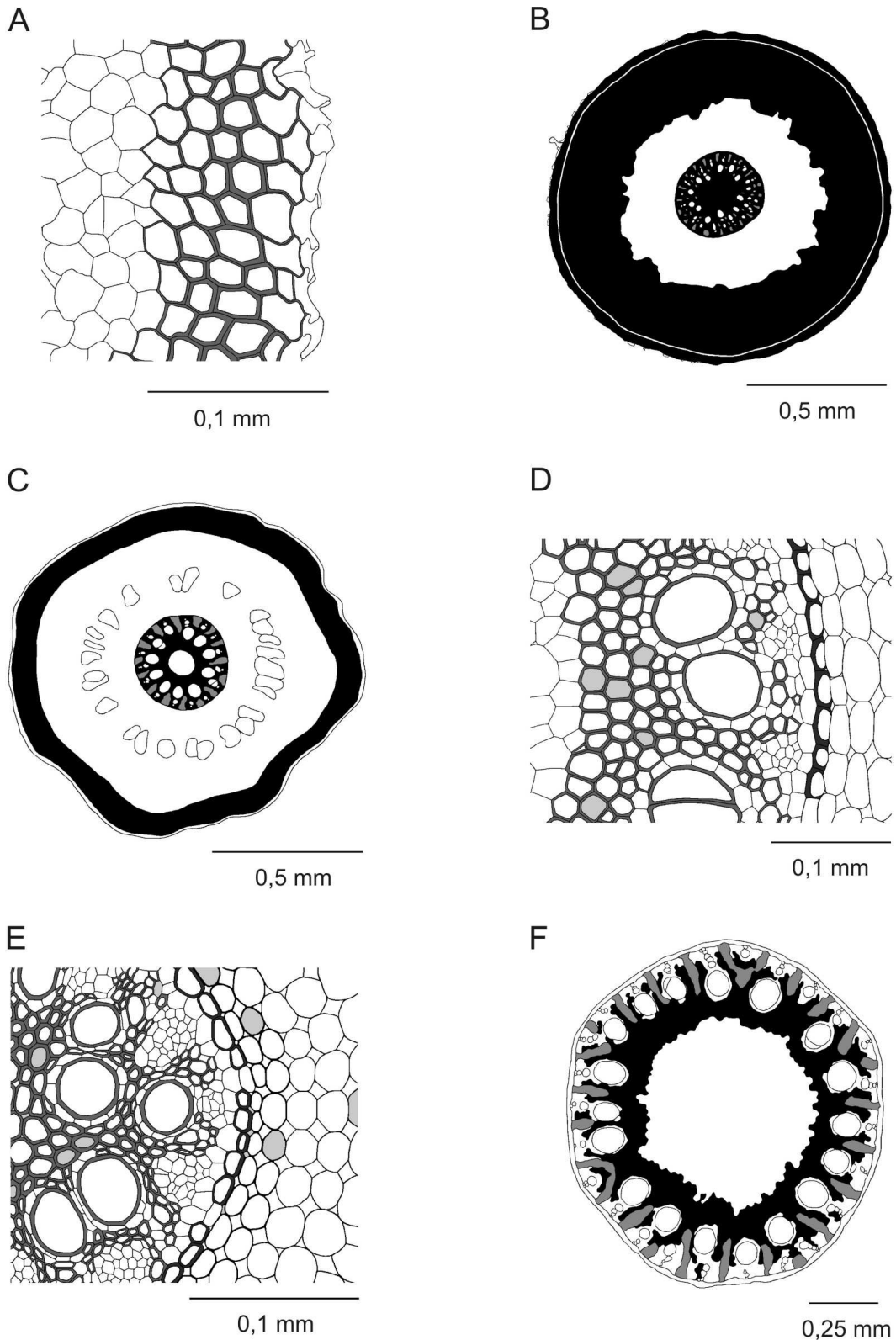
**A** *Heliconia pendula*, Exodermisverstärkung (äußere Tangentialwände)

**B** *Heliconia latispatha*, U-Endodermis, unregelmäßiger innerer Cortex

**C** *Heliconia indica*, Zentralzylinder mit einzelner zentraler Trachee

**D** *Heliconia bihai*, Zentralzylinder mit abgetrennten Leptominseln

**E** *Heliconia metallica*, Thyllenbildung in Metaxylemtrachee



**Tafel 9:** Zingiberaceae (Hedychieae nach LARSEN et al. 1998)

**A** *Curcuma roscoeana*, Rhizodermis und Exodermis

**B** *Scaphochlamys polyphylla*, Wurzelquerschnitt mit dickem Sklerenchymring

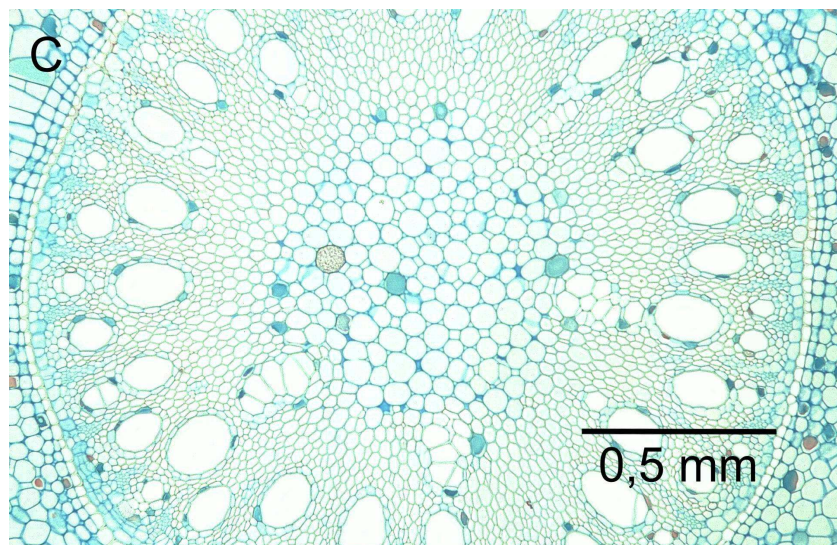
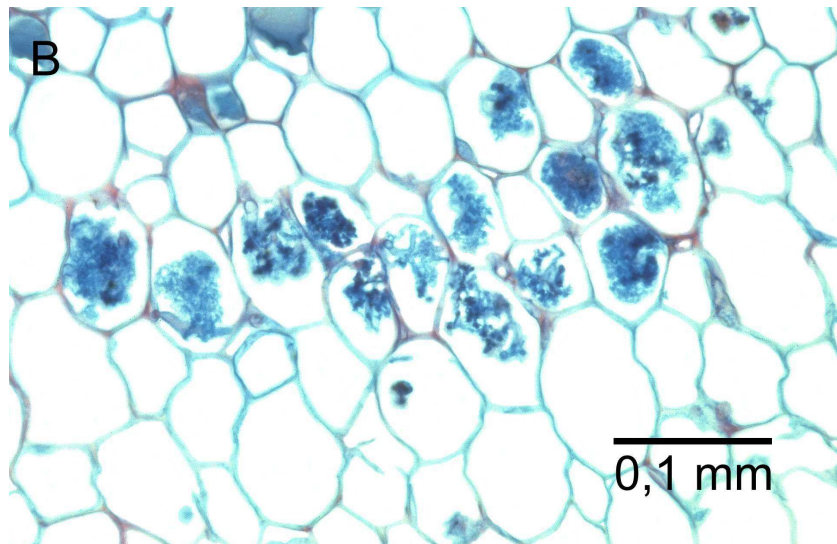
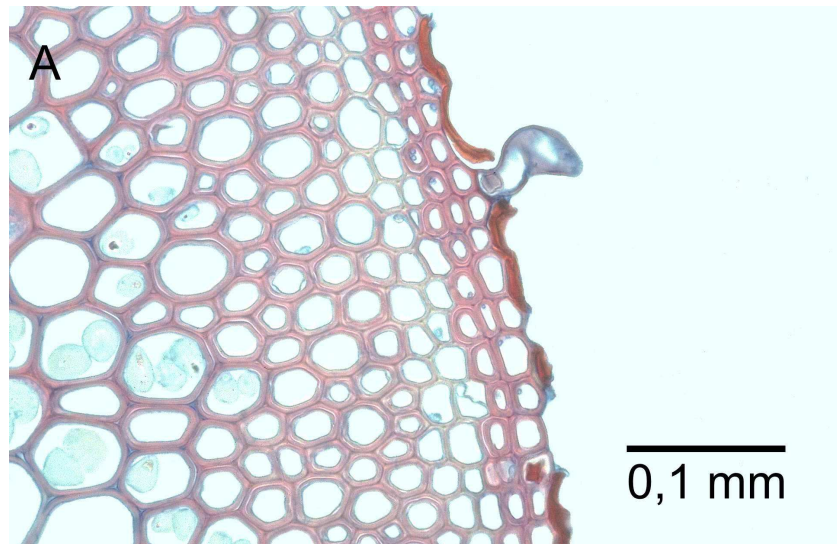
**C** *Curcuma roscoeana*, Wurzelquerschnitt mit verholzter Exodermis und Lakunen

**D** *Curcuma longa*, gewöhnliche U-Endodermis, großzelliges Markgewebe

**E** *Roscoea cauleoides*, sekundäre Endodermis, schwach verholzter innerer Cortex

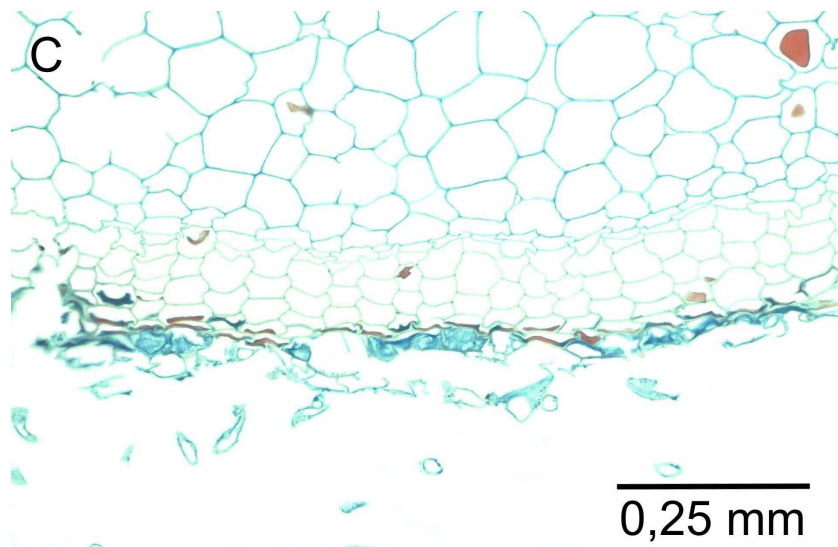
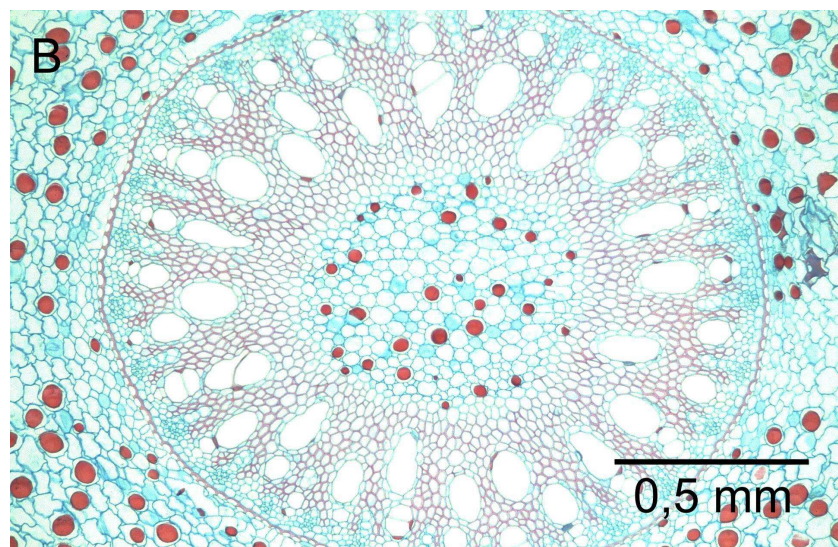
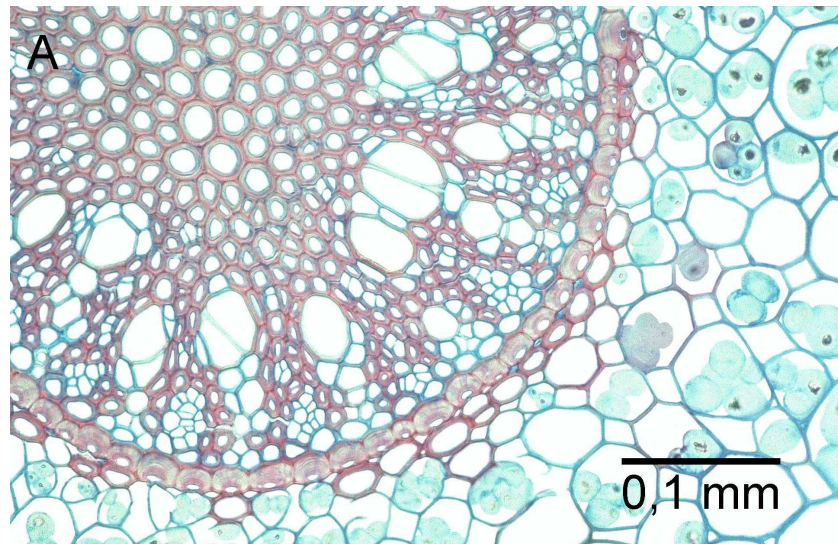
**F** *Hedychium horsfieldii*, Zentralzylinder mit bogenförmigen Leptombereichen





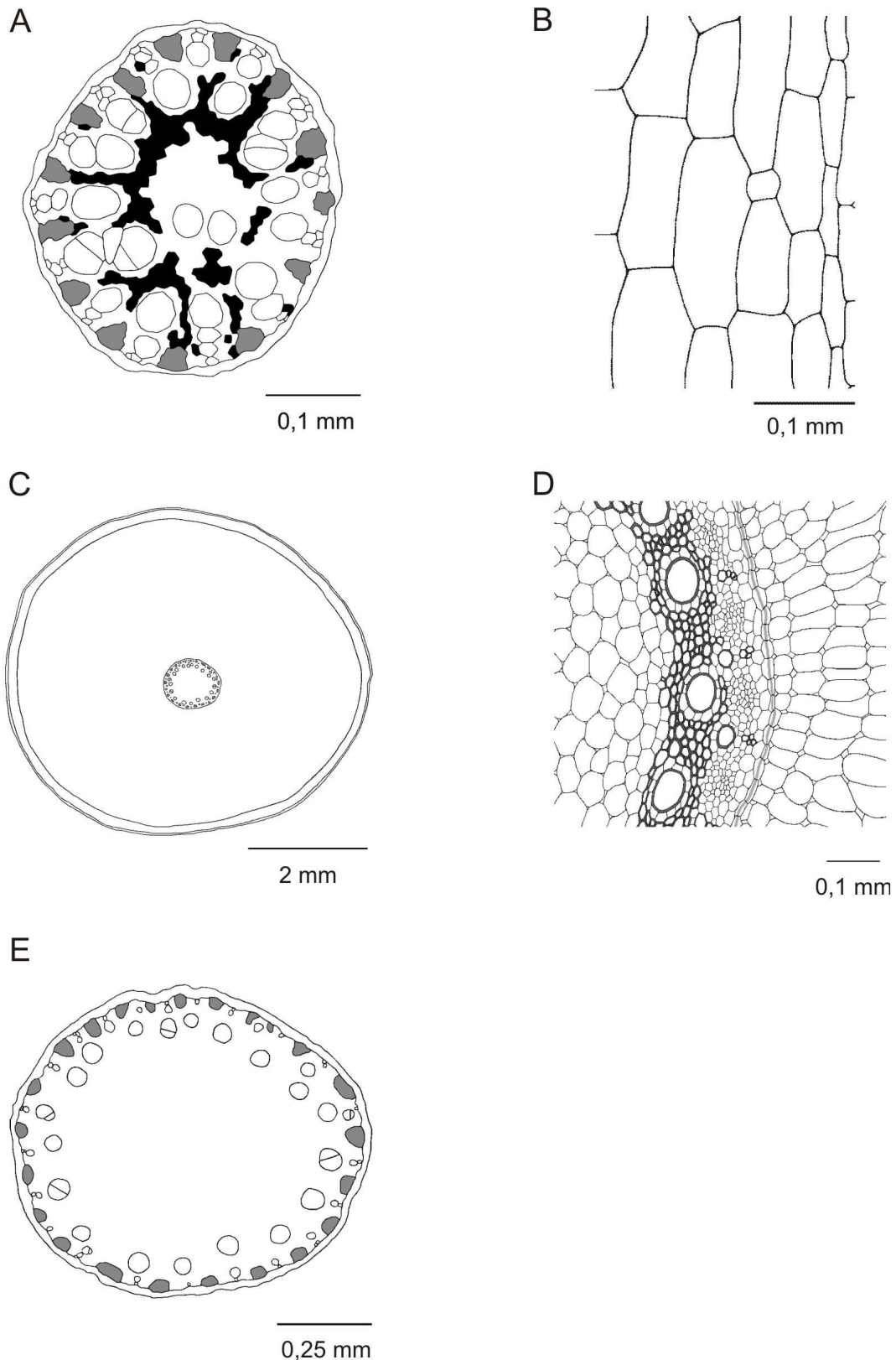
**Tafel 10:** Zingiberaceae (Hedychieae nach LARSEN et al. 1998)  
**A** *Scaphochlamys polyphylla*, Exodermis und Sklerenchymring  
**B** *Cautleya robusta*, Mykorrhiza im Cortexgewebe  
**C** *Hedychium gardnerianum*, Zentralzylinder, abnormes Xylem





**Tafel 11:** Zingiberaceae (Hedychieae nach LARSEN et al. 1998)  
**A** *Scaphochlamys polyphylla*, verholzter innerer Cortex, Stärke  
**B** *Hedychium greenii*, Zentralzylinder, viele Tanninzellen  
**C** *Hedychium muluense*, Rhizodermisreste, Exodermis (Tannin)





**Tafel 12:** Zingiberaceae (Hedychieae nach LARSEN et al. 1998)

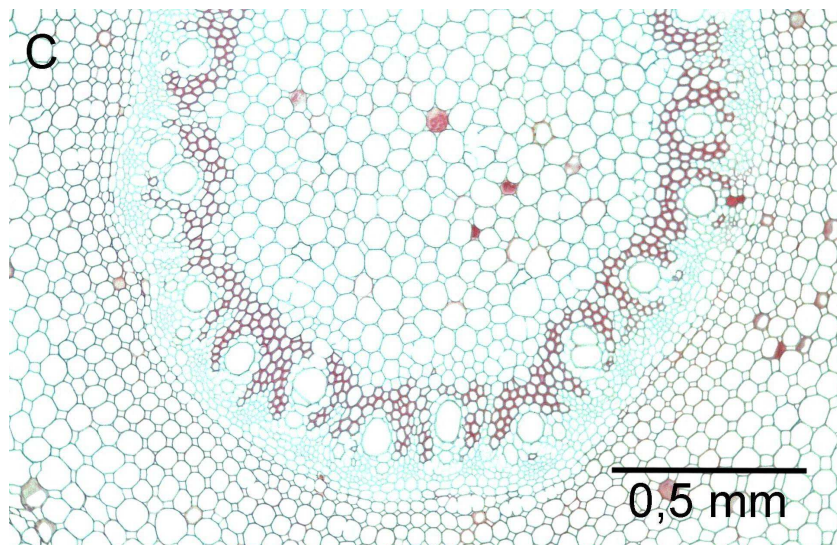
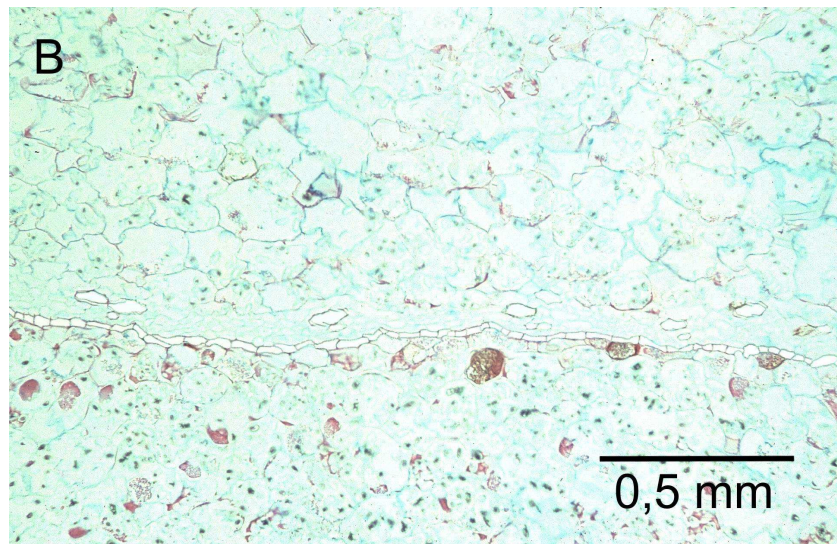
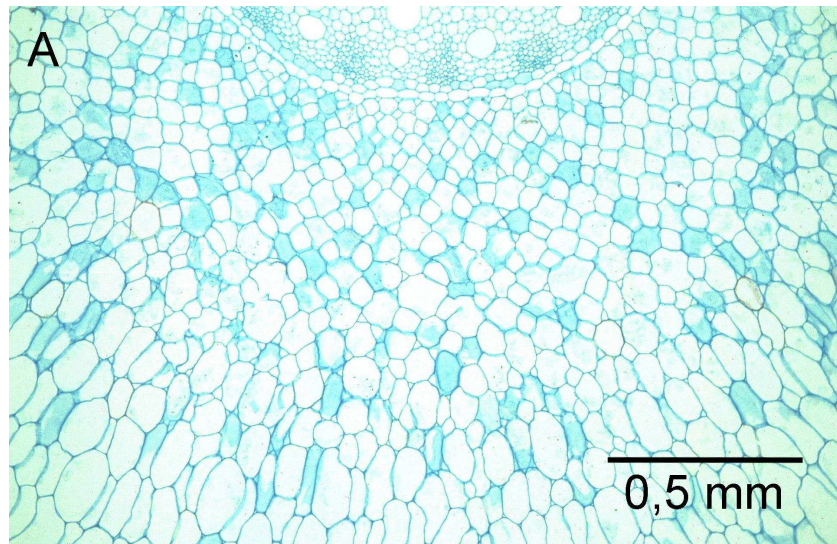
**A** *Roscoea humeana*, Zentralzylinder, zentrale Tracheen, beginnende Verholzung

**B** *Hedychium gardnerianum*, rundliche Ölzelle im Cortexgewebe (Längsschnitt)

**C** *Roscoea alpina*, Querschnitt der Speicherwurzel

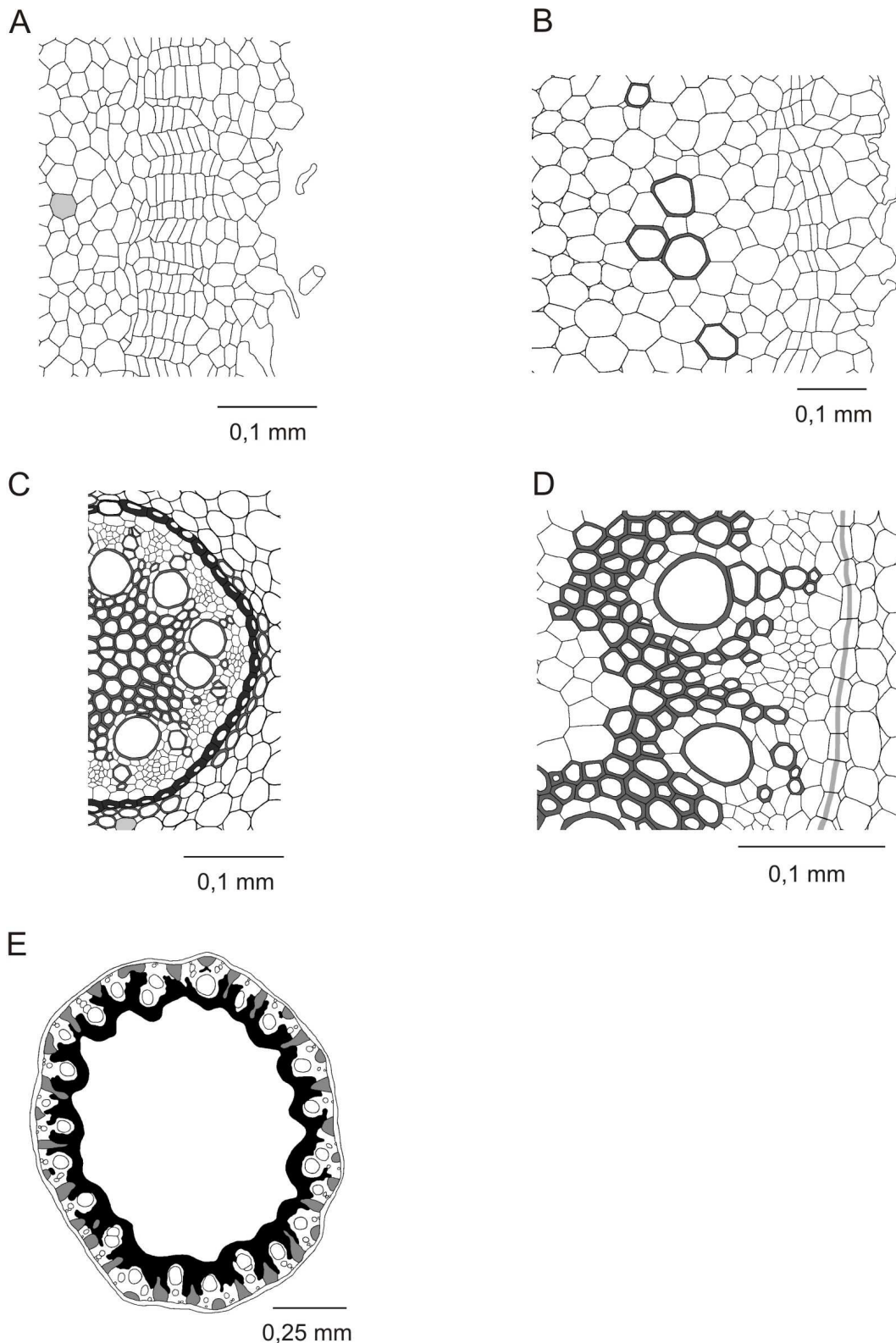
**D** *Roscoea cautleoides*, Speicherwurzel, primäre Endodermis, Verholzung im Zz

**E** *Roscoea alpina*, Zentralzylinder der Speicherwurzel



**Tafel 13:** Zingiberaceae (Hedychieae, Globbeae nach s.o.)  
**A** *Cautleya robusta*, Cortextzellen der Speicherwurzel gestreckt  
**B** *Curcuma roscoeana*, sekundäre Endodermis (Speicherwurzel)  
**C** *Gagnepainia godefroyi*, regelmäßiger innerer Cortex





**Tafel 14:** Zingiberaceae (Globbeae nach LARSEN et al. 1998)

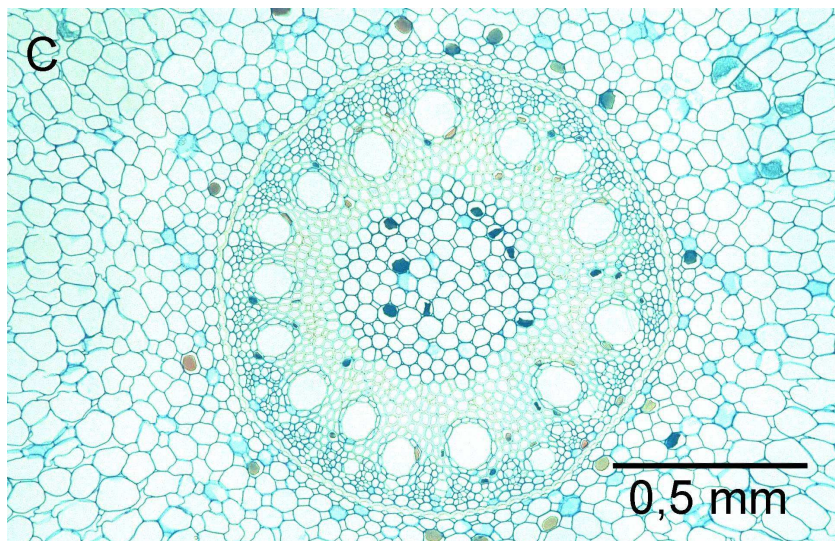
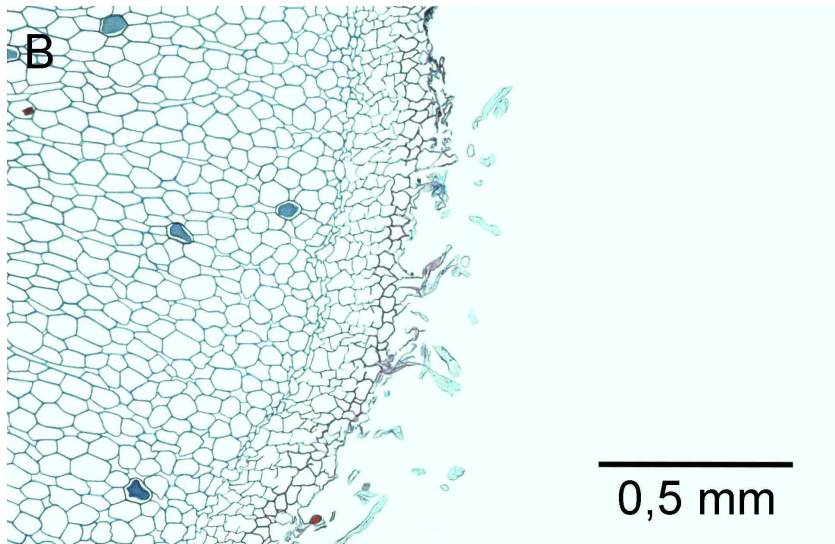
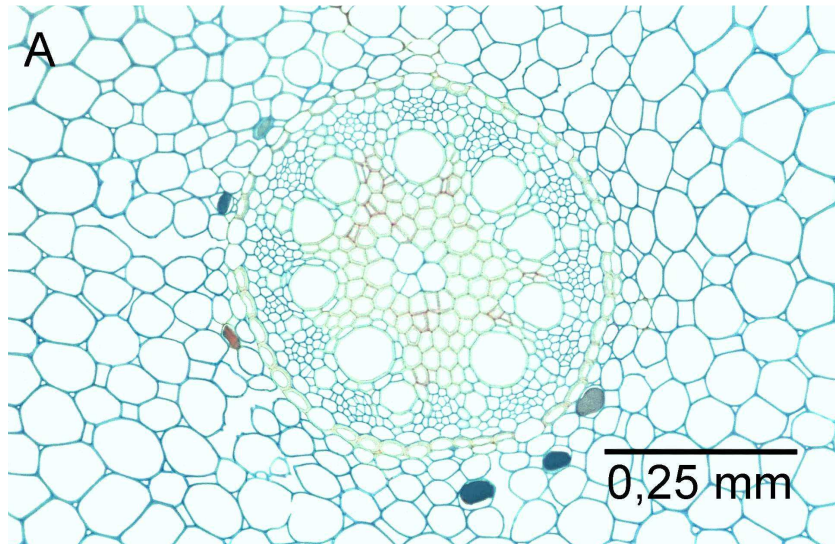
**A** *Globba winitii*, Rhizodermis, Exodermis und Periderm

**B** *Globba atosanguinea*, Cortex mit einzelnen verholzten Zellen

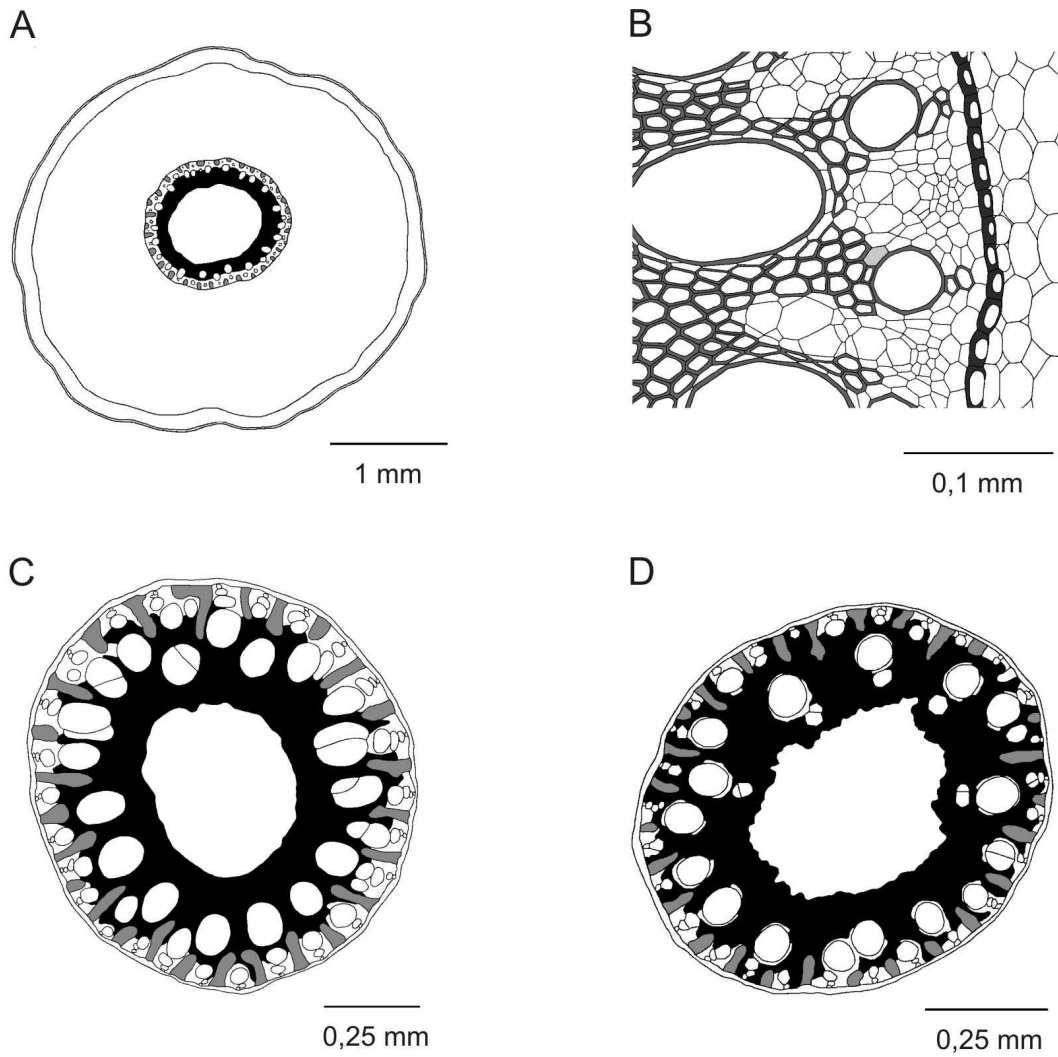
**C** *Globba atosanguinea*, U-Endodermis, verholzter innerer Cortex

**D** *Gagnepainia godefroyi*, primäre Endodermis mit Caspary-Streifen

**E** *Gagnepainia godefroyi*, abgetrennte Leptominsel, wellenförmige Verholzung



**Tafel 15:** Zingiberaceae (Globbeae, Zingibereae nach s.o.)  
**A** *Globba atrosanguinea*, innere Cortextzellen abgerundet  
**B** *Zingiber zerumbet*, Rhizodermis und Exodermis  
**C** *Zingiber officinale*, ± regelmäßiger innerer Cortex



**Tafel 16:** Zingiberaceae (Zingibereae nach LARSEN et al. 1998)

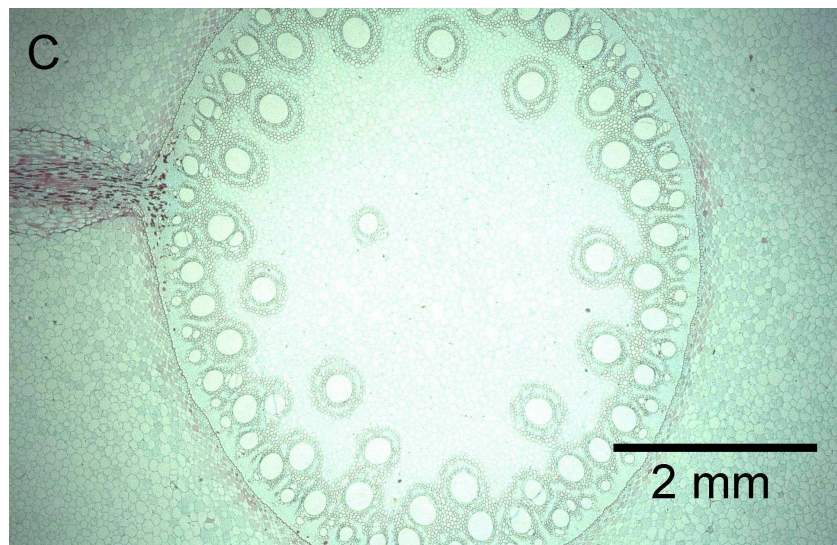
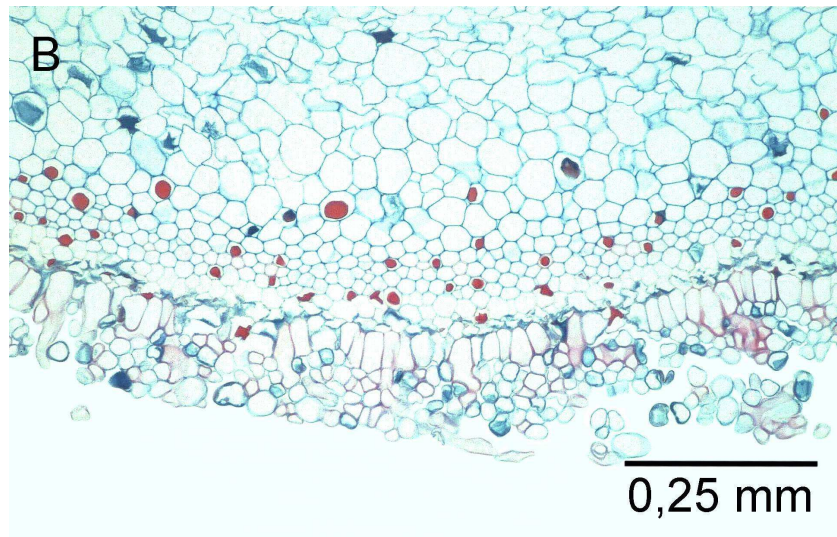
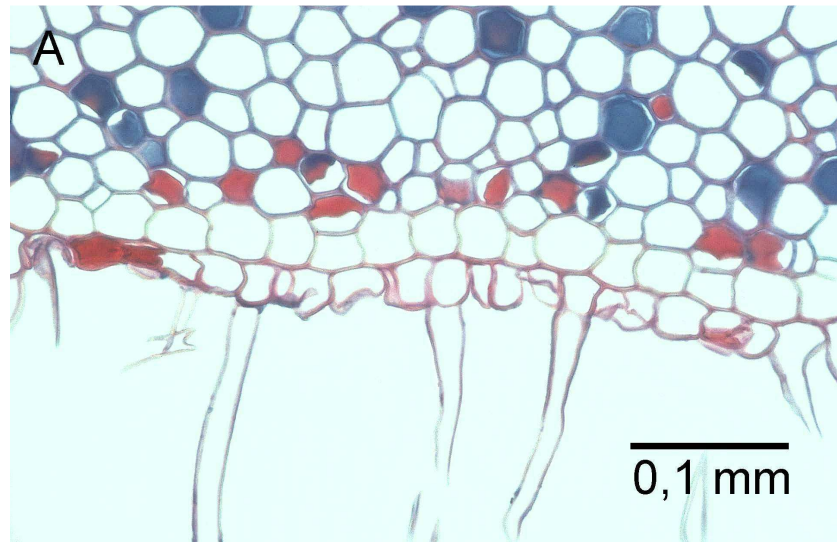
**A** *Zingiber zerumbet*, Wurzelquerschnitt ohne Sklerenchymring und Lakunen

**B** *Zingiber spectabile*, U-Endodermis, großzelliger innerer Leptombereich

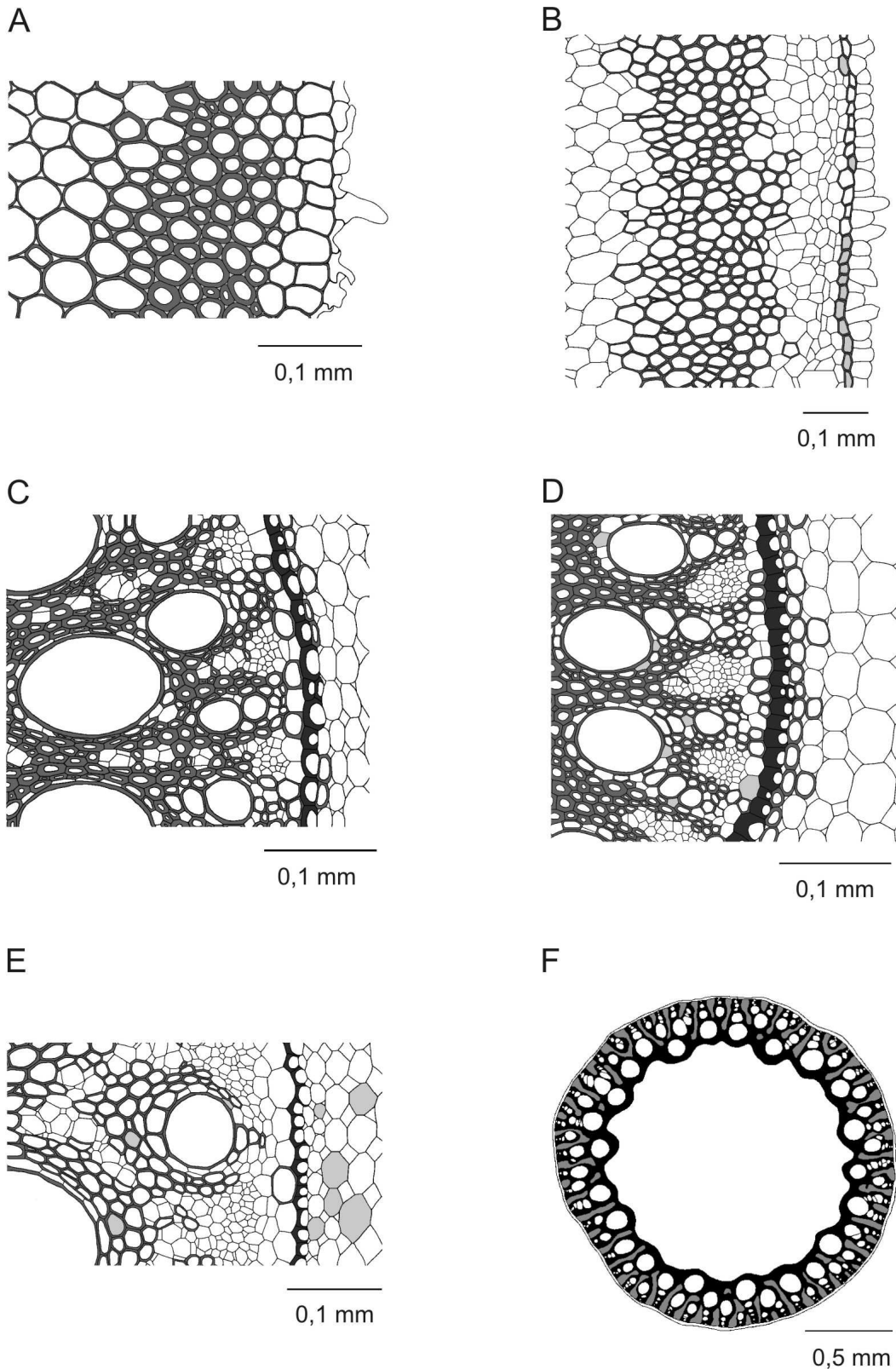
**C** *Zingiber spectabile*, Zentralzylinder, ringförmig angeordnete Leitelemente

**D** *Zingiber zerumbet*, Zentralzylinder mit abnormem Xylem



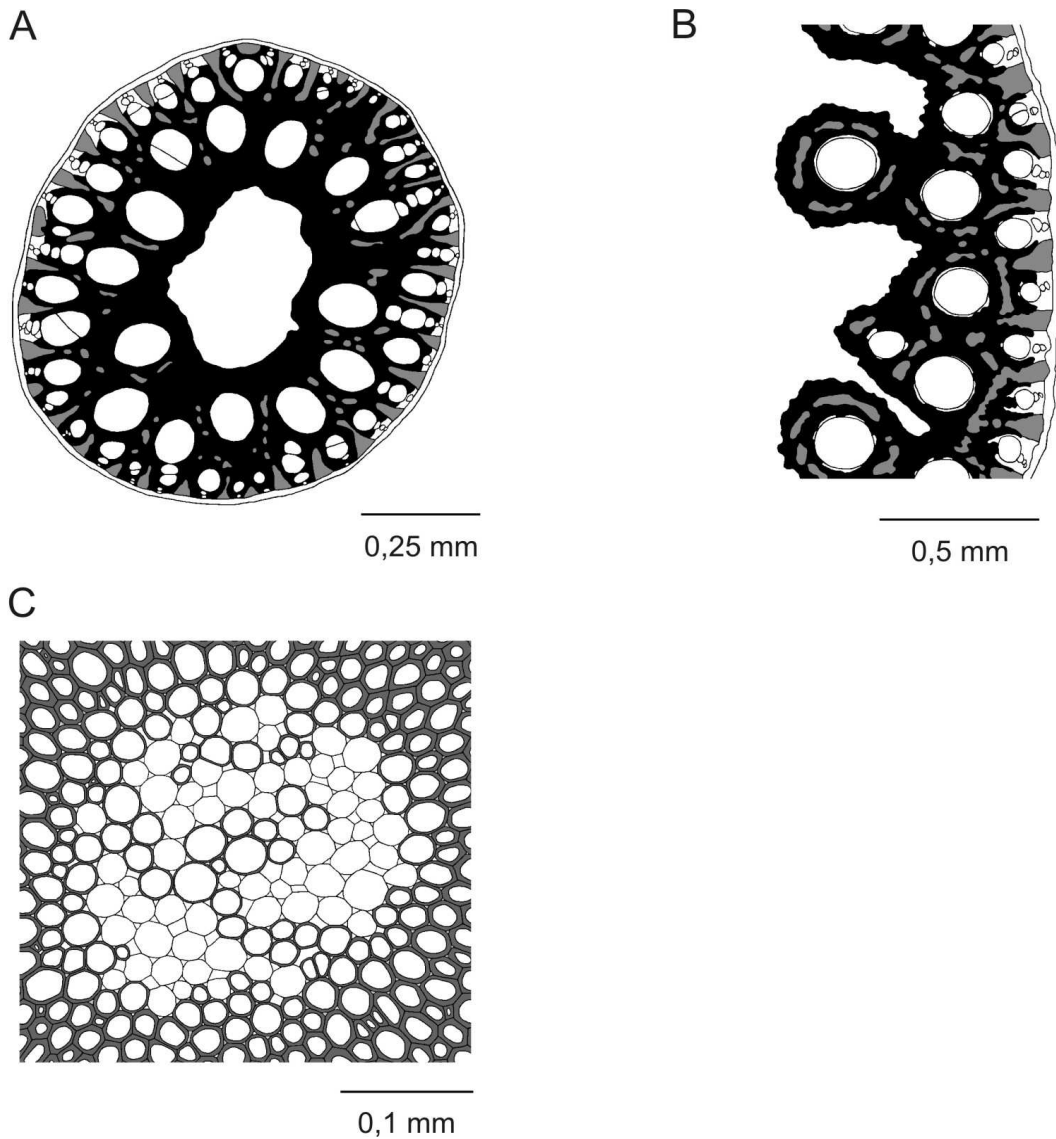


**Tafel 17:** Zingiberaceae (Alpinieae nach LARSEN et al. 1998)  
**A** *Aframomum daniellii*, Rhizodermis, einschichtige Exodermis  
**B** *Alpinia purpurata*, Wurzelhaarfilz, mehrschichtige Exodermis  
**C** *Etlingera elatior*, Zentralzylinder mit zerstreuten Tracheen



**Tafel 18:** Zingiberaceae (Alpinieae nach LARSEN et al. 1998)

- A** *Siamanthus siliquosus*, Rhizodermis, einschichtige, großzellige Exodermis  
**B** *Etlingera elatior*, Rhizodermis, einschichtige, kleinzellige Exodermis (Tannin)  
**C** *Amomum* sp., gewöhnliche U-Endodermis und verholzte Perizykelzellen  
**D** *Siamanthus siliquosus*, U-Endodermis, verholzter innerer Cortex  
**E** *Etlingera elatior*, U-Endodermis und ± zweischichtiger Perizykel  
**F** *Elettaria cardamomum*, abgetrennte Leptominiseln, wellenförmige Verholzung



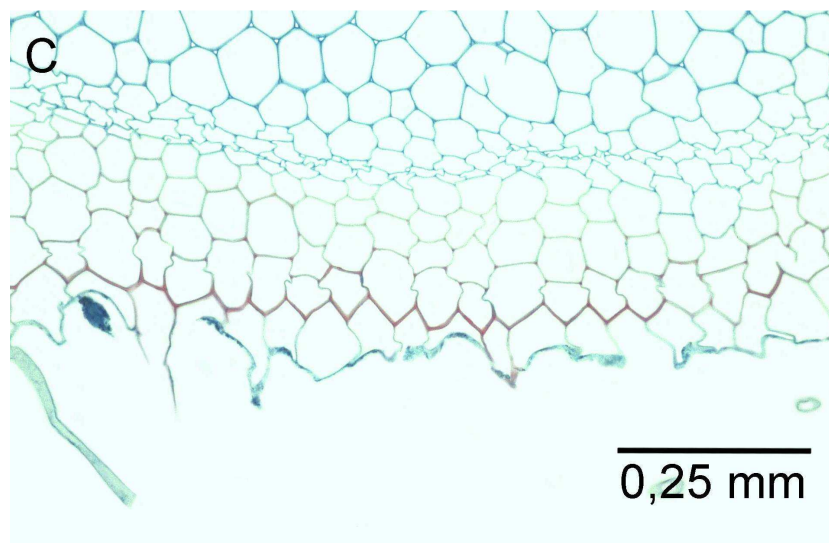
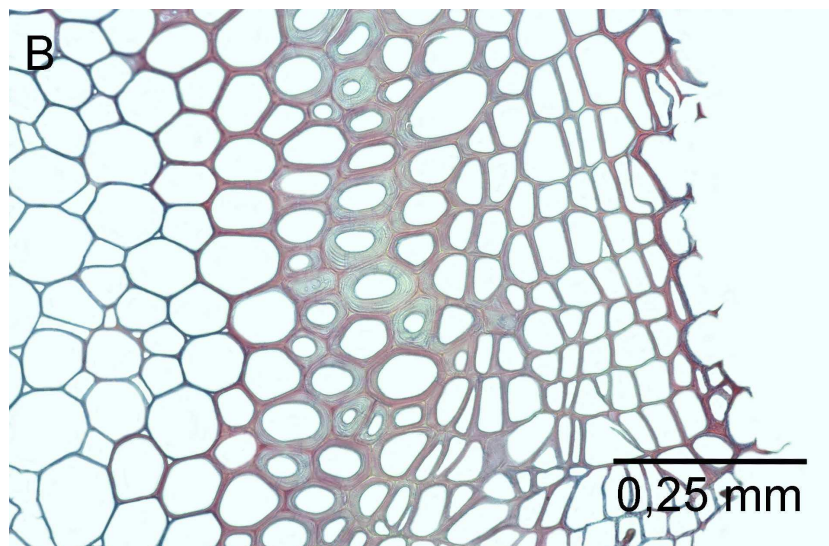
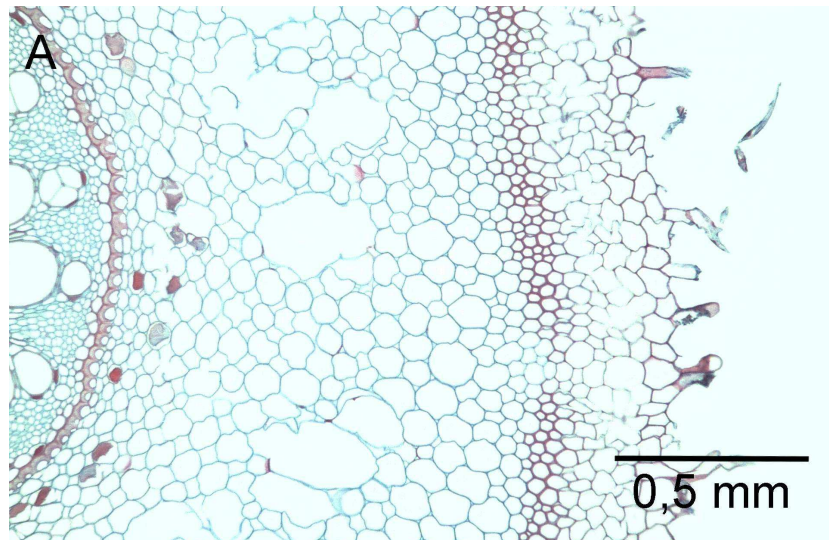
**Tafel 19:** Zingiberaceae (Alpinieae nach LARSEN et al. 1998)

**A** *Alpinia purpurata*, Zentralzylinder mit vielen Leptominiseln

**B** *Etlingera elatior*, Ausschnitt aus Zentralzylinder mit vielen Leptominiseln

**C** *Siamanthus siliquosus*, Markparenchym mit einzelnen verholzten Zellen



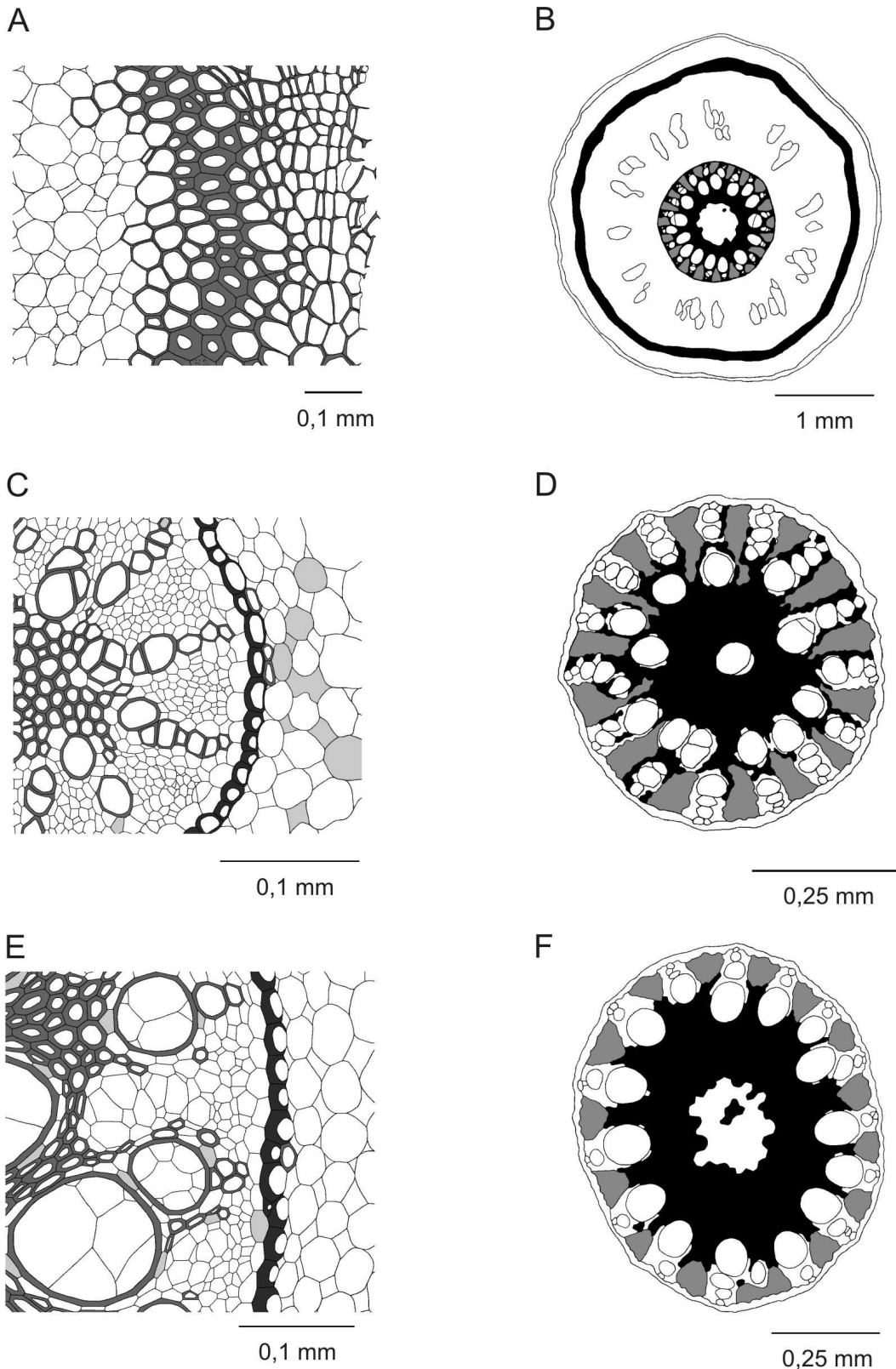


**Tafel 20:** Costaceae

**A** *Costus afer*, Rhizodermis, Exodermis und Sklerenchymring

**B** *Costus letestui*, Exodermis und Sklerenchymring

**C** *Costus malortieanus*, Exodermis (äußere Zellwände verstärkt)



**Tafel 21:** Costaceae

**A** *Costus letestui*, Exodermis (Verstärkung der inneren Tangentialwände)

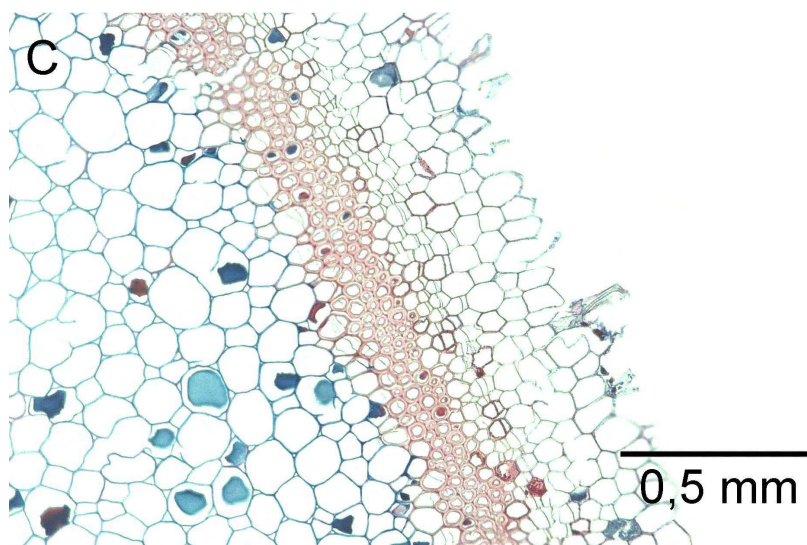
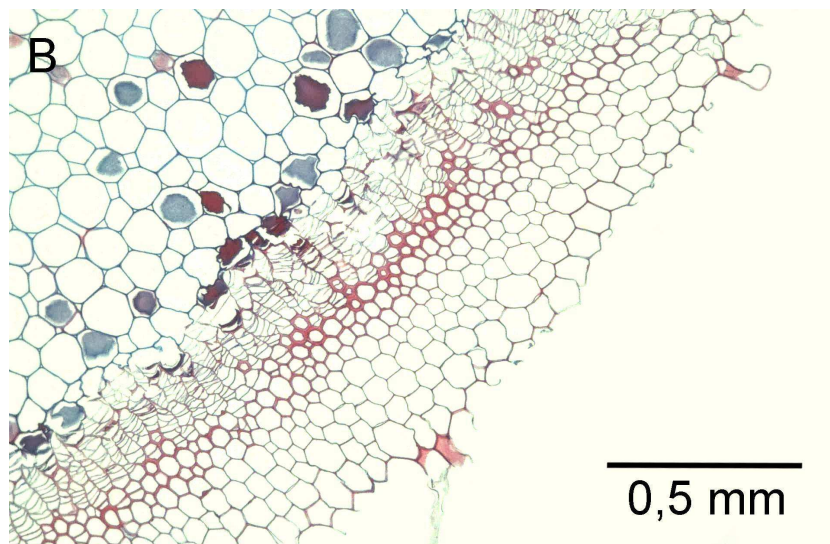
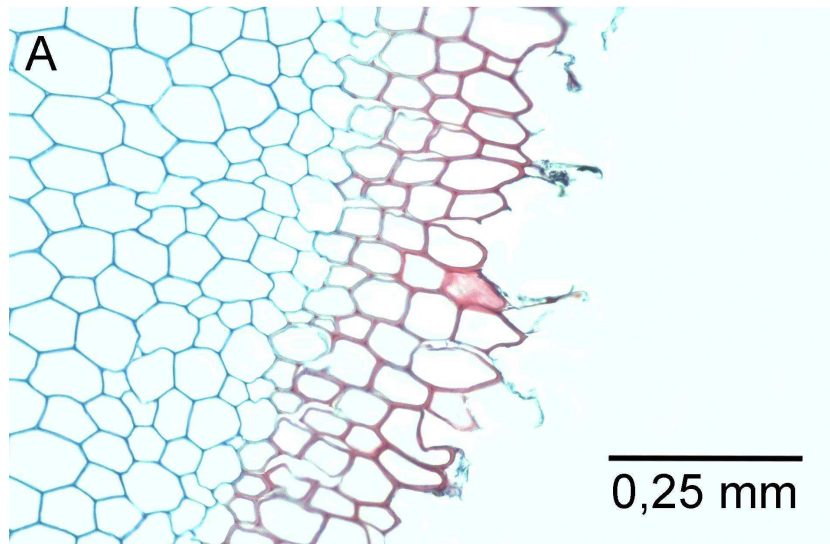
**B** *Costus afer*, Wurzelquerschnitt mit Sklerenchymring und Lakunen

**C** *Costus englerianus*, U-Endodermis, einzelne verholzte Cortexzellen

**D** *Costus letestui*, radial gestreckte Leptome, zentrale Trachee

**E** *Dimerocostus strobilaceus*, U-Endodermis, Thyllenbildung in Tracheen

**F** *Costus spiralis*, rundliche bis dreieckige Leptome

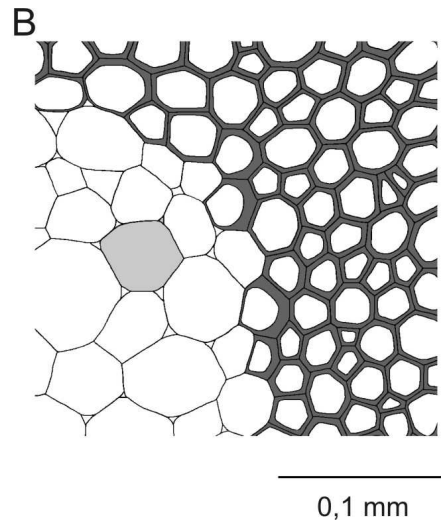
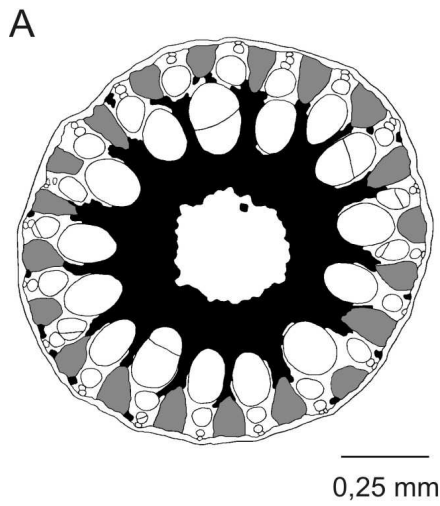


**Tafel 22:** Costaceae

**A** *Dimerocostus strobilaceus*, Exodermis (gleichm. verstärkt)

**B** *Tapeinochilos spectabilis*, Sklerenchymring, Periderm (innen)

**C** *Tapeinochilos spectabilis*, Sklerenchymring, Pd (außen)

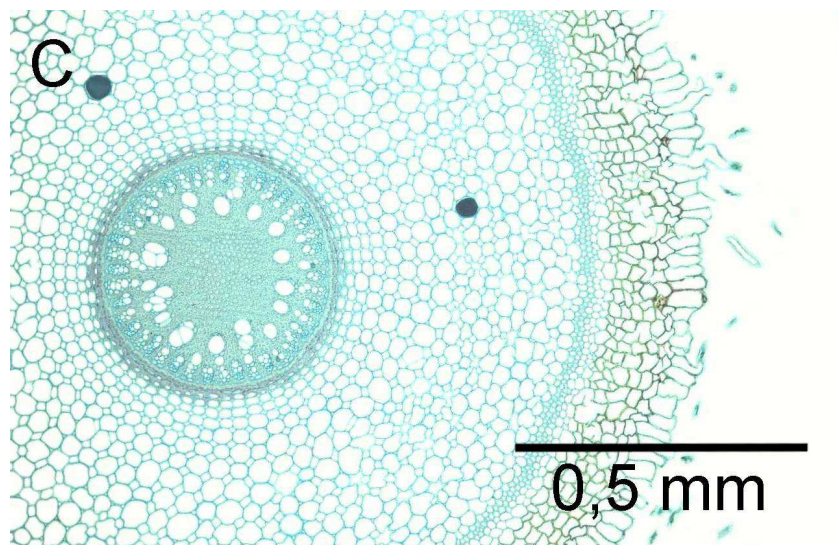
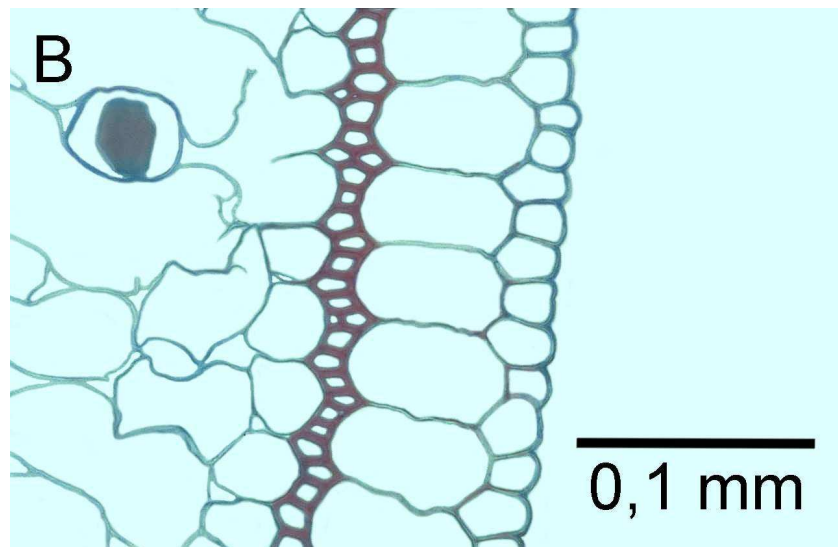
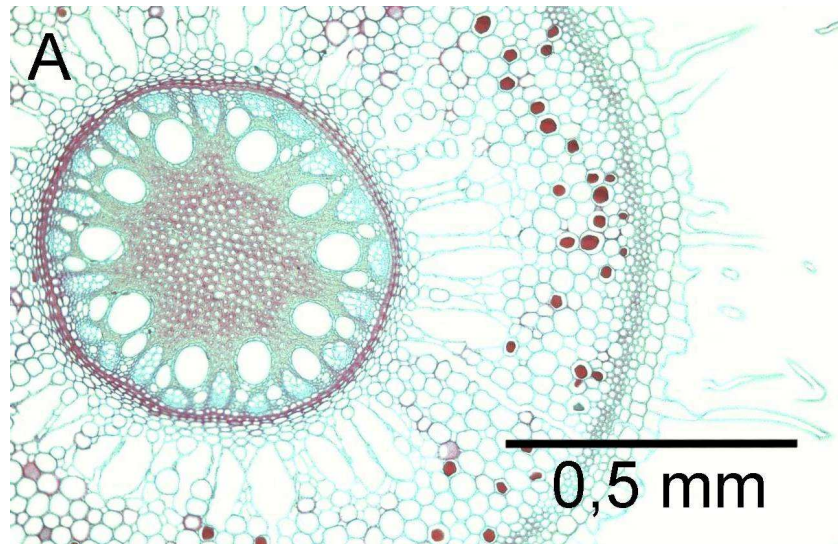


**Tafel 23:** Costaceae

**A** *Costus afer*, einzelne verholzte Zelle im dünnwandigen Markparenchym

**B** *Costus longibracteolatus*, Markparenchym mit u-förmig verstärkten Zellen



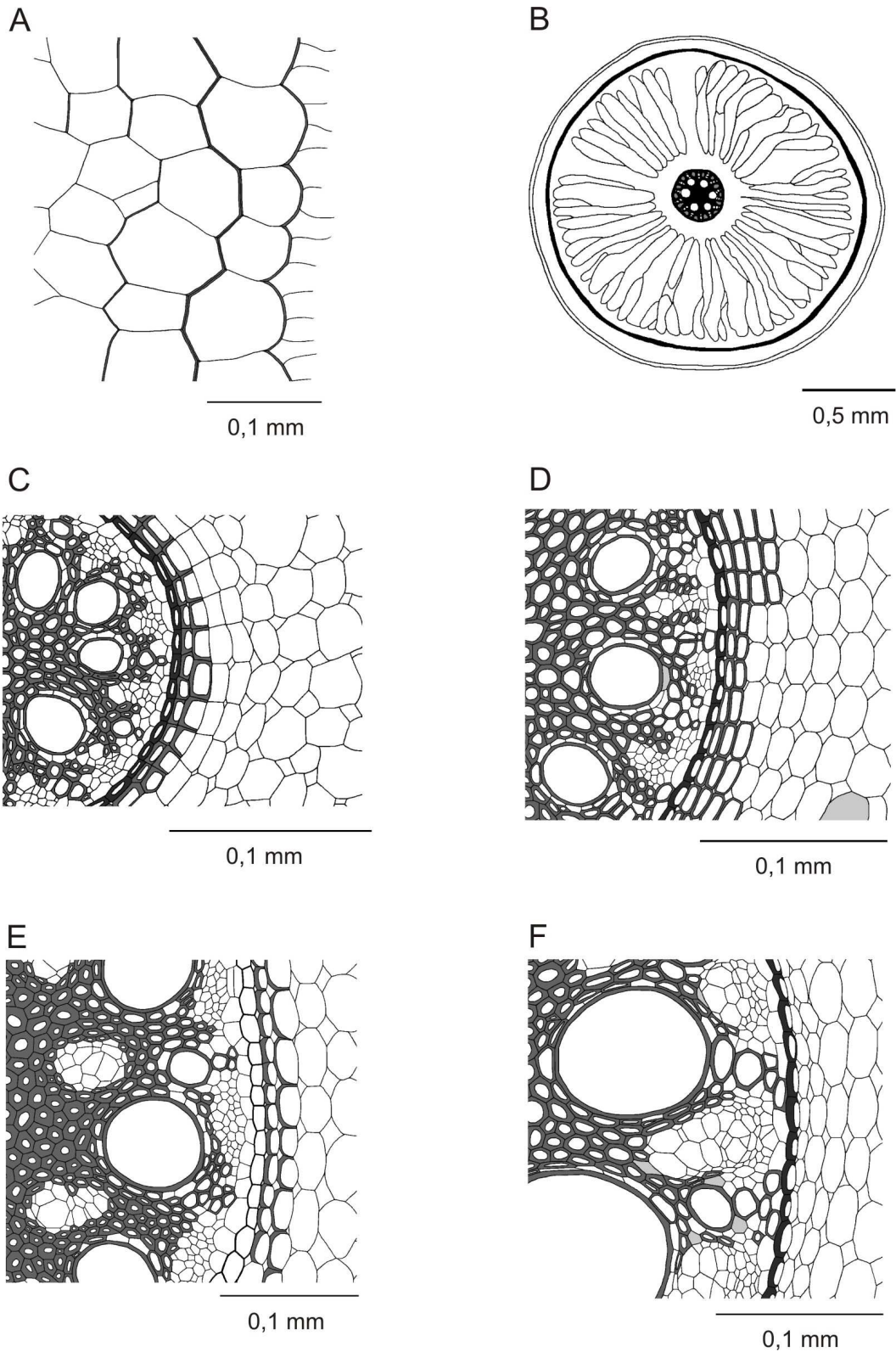


**Tafel 24:** Marantaceae

**A** *Pleiostachya pruinosa*, Rhizodermis, einschichtige Exodermis

**B** *Thalia geniculata*, Exodermis, einschichtige Ex und Sk-ring

**C** *Calathea orbifolia*, Rhizodermis, mehrschichtige Exodermis



**Tafel 25: Marantaceae**

**A** *Ataenidia conferta*, Exodermis mit verstärkten Tangentialwänden

**B** *Thalia geniculata*, Wurzelquerschnitt mit Sklerenchymring, große Lakunen

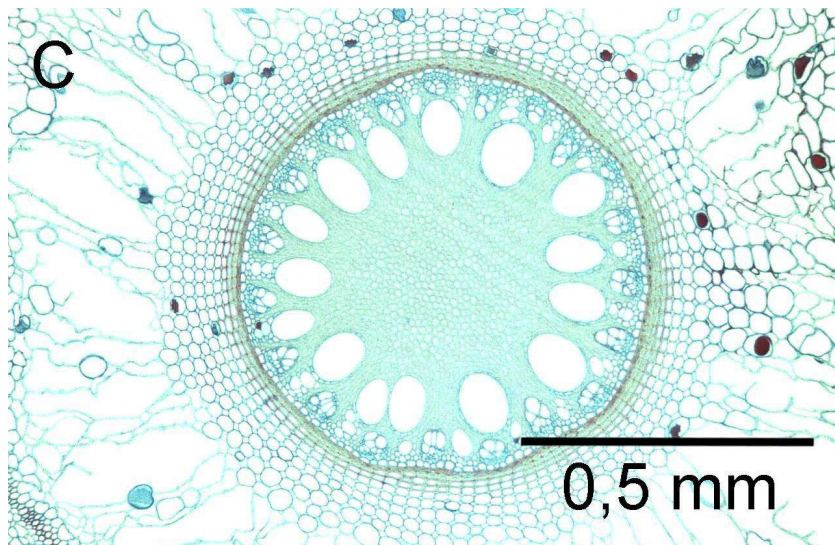
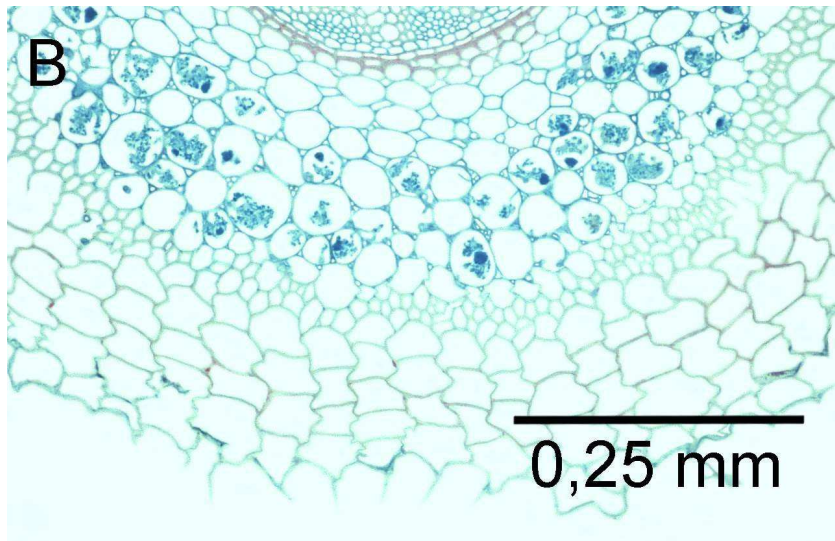
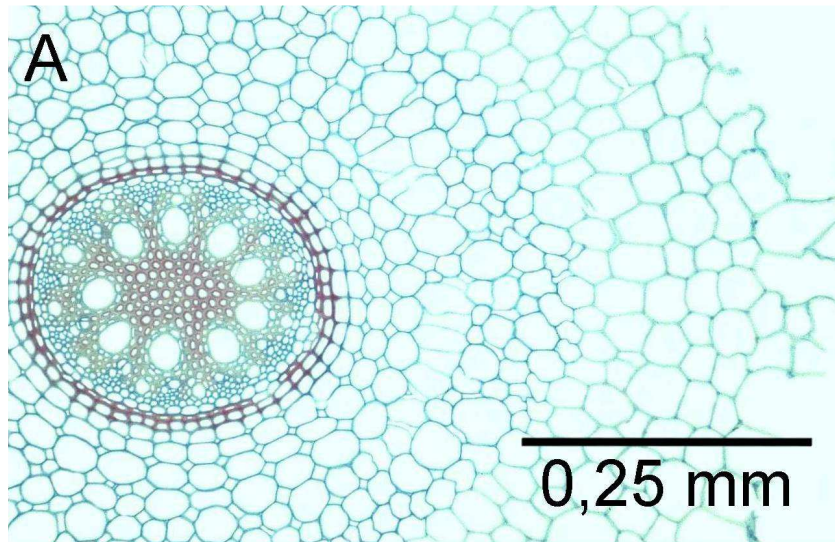
**C** *Maranta leuconeura*, O-Endodermis, innerer Cortex u-förmig verholzt

**D** *Calathea zebrina*, U-Endodermis, innerer Cortex o-förmig verholzt

**E** *Sarcophrynium brachystachyum*, sek. Endodermis, innerer Cortex verholzt

**F** *Donax canniformis*, U-Endodermis, verholzte Perizykelzellen



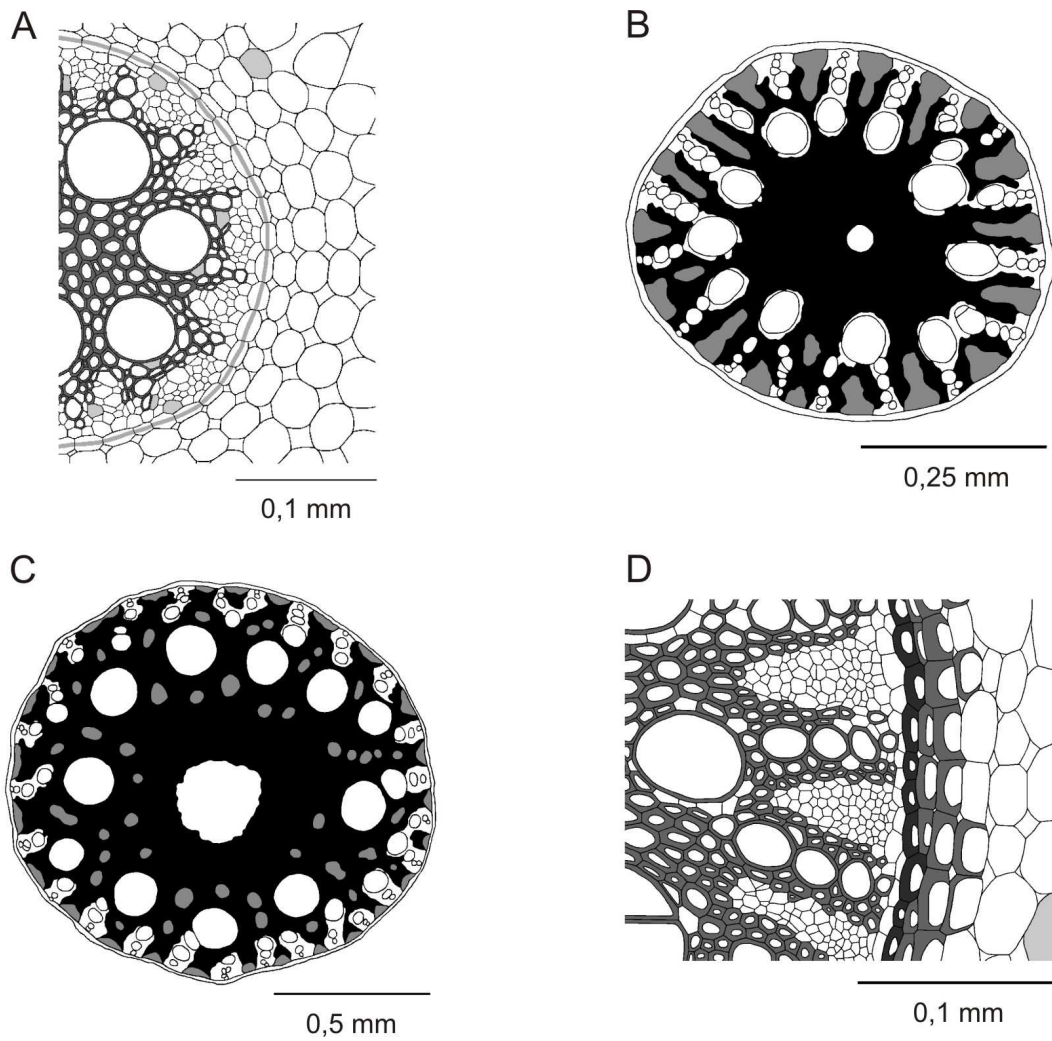


**Tafel 26:** Marantaceae

**A** *Maranta leuconeura*, Cortex ohne Sk-ring und Lakunen

**B** *Ctenanthe setosa*, Cortex mit Sklerenchymring, Mykorrhiza

**C** *Calathea cylindrica*, innerer Cortex regelmäßig und verholzt



**Tafel 27: Marantaceae**

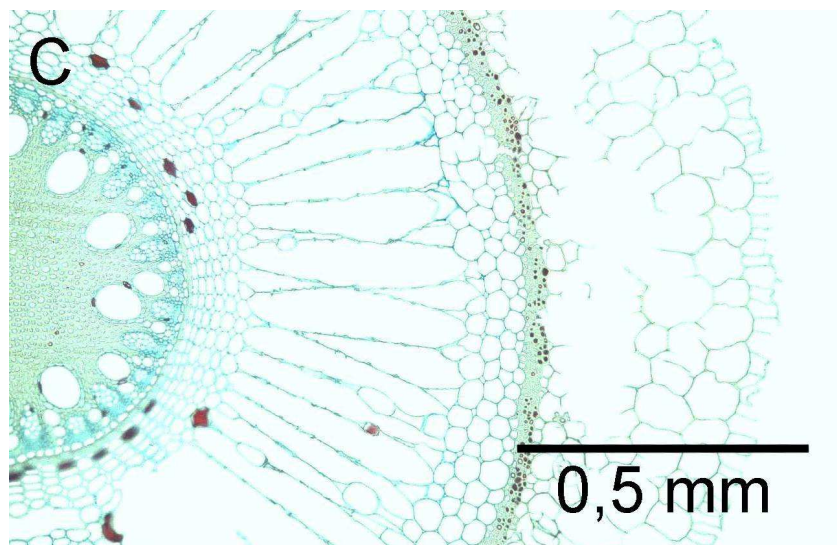
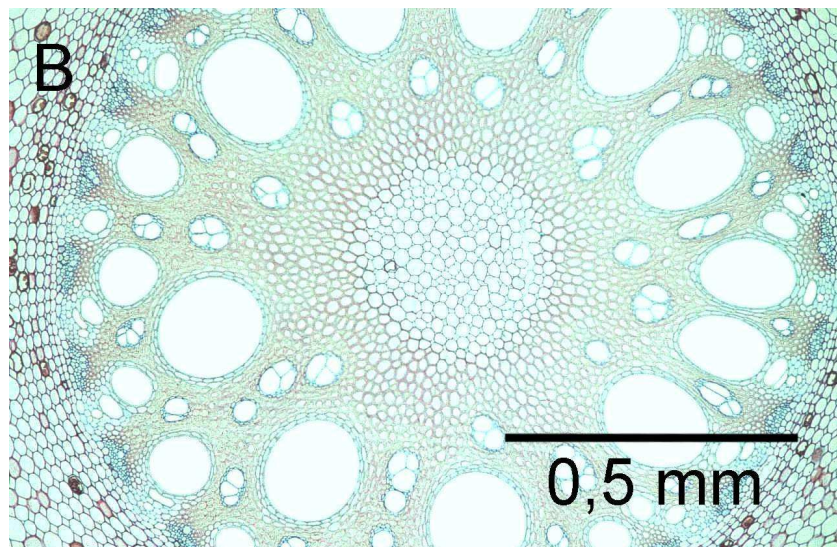
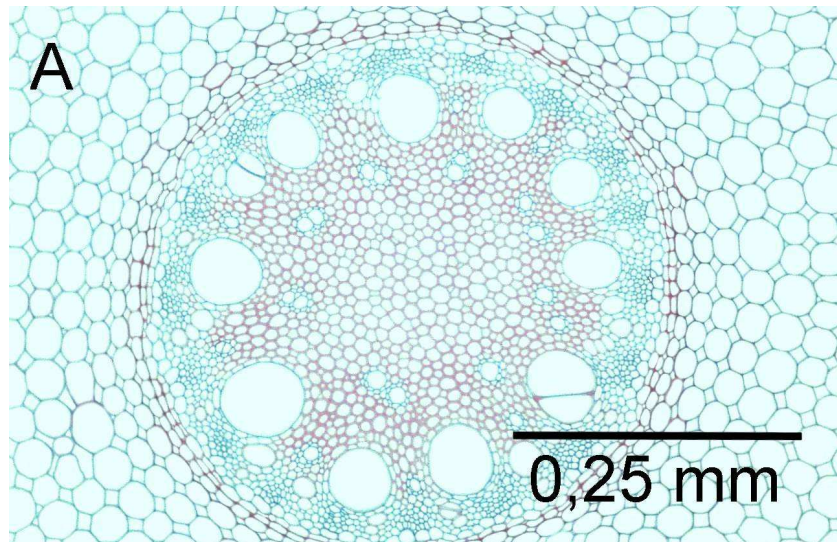
**A** *Thalia geniculata*, primäre Endodermis mit Caspary-Streifen

**B** *Ctenanthe oppenheimiana*, einzelne abgetrennte Leptominseln, zentrale Trachee

**C** *Hypselodelphys scandens*, peripher tangentiale, zentral viele Leptome

**D** *Ischnosiphon helenae*, U-Endodermis, innerer Cortex verholzt





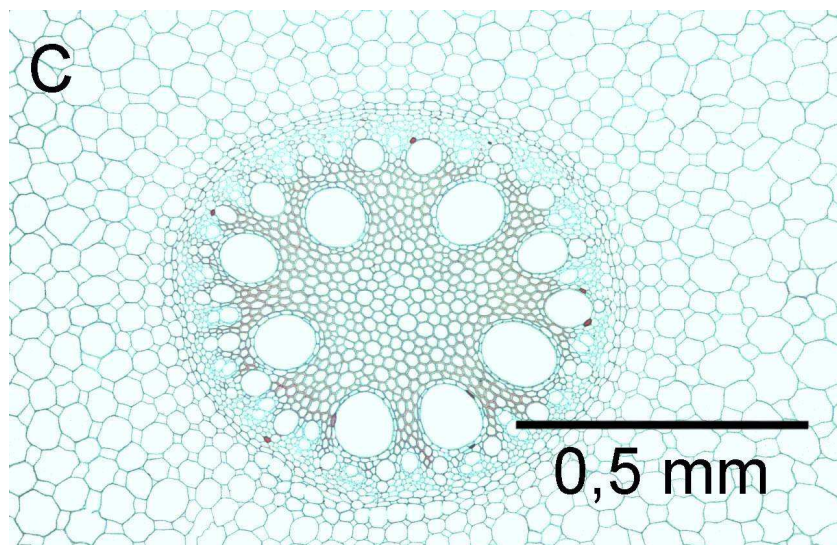
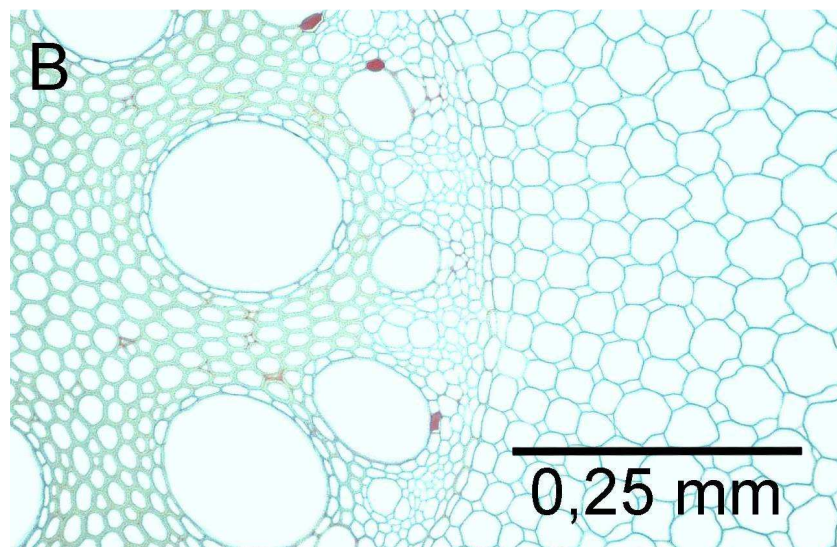
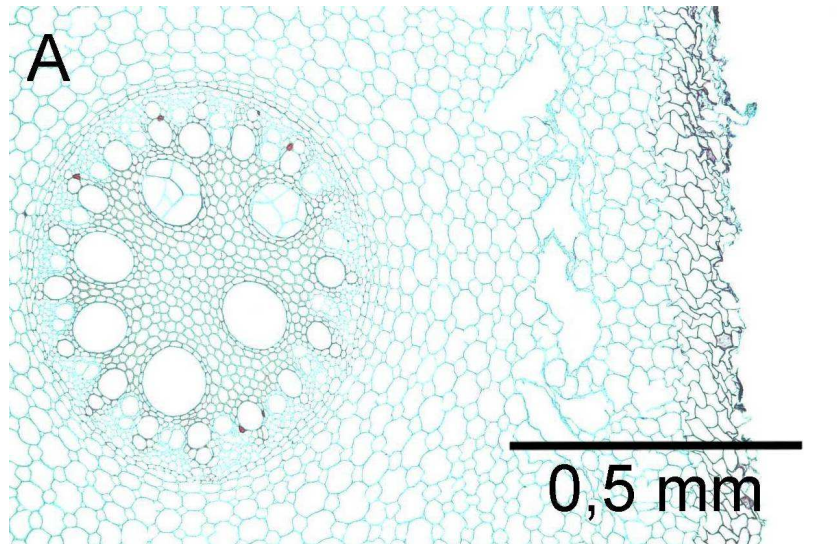
**Tafel 28:** Marantaceae

**A** *Thaumatooccus danielli*, viele abgetrennte Leptominseln

**B** *Hypselodelphys scandens*, viele abgetrennte Leptominseln

**C** *Ataenidia conferta*, Tannine im Sklerenchymring



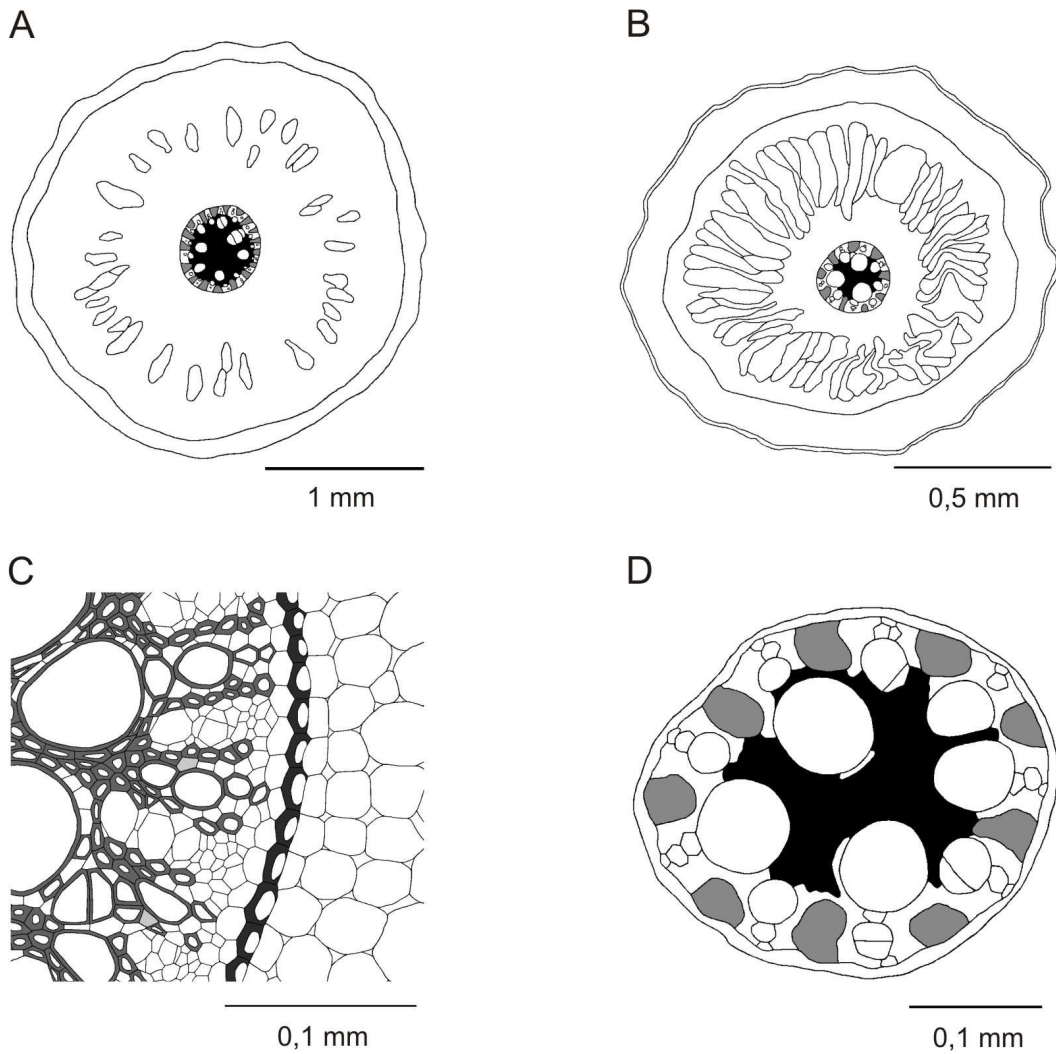


**Tafel 29:** Cannaceae

**A** *Canna limbata*, Exodermis, Thyllenbildung in Tracheen

**B** *Canna tuerckheimii*, regelmäßiger innerer Cortex

**C** *Canna lutea*, sekundäre Endodermis, Markgewebe verholzt



**Tafel 30: Cannaceae**

**A** *Canna brasiliensis*, Wurzelquerschnitt mit kleinen Lakunen im mittleren Cortex

**B** *Canna flaccida*, Wurzelquerschnitt mit sehr großen Lakunen

**C** *Canna paniculata*, U-Endodermis, innerer Leptombereich großzellig

**D** *Canna flaccida*, Zentralzylinder mit  $\pm$  verdrängtem Markparenchym

## 3.5 Tabellarische Übersicht

| Fam | Sub | Artname                           | Sa-nr | Rh | Ex   | Pd | Sk-ring | Lak | Wv iCo | En | Pz  | Wv Pz | Stele | x-arch | Phlo | Mark | Stärke | Ra | Ca-Ox | Tannin | Öl |
|-----|-----|-----------------------------------|-------|----|------|----|---------|-----|--------|----|-----|-------|-------|--------|------|------|--------|----|-------|--------|----|
| Mus |     | <i>Musa acuminata</i>             | 26    | +  | 4-6  | -  | -       | +   | -      | u  | 1   | +     | rf-z  | 33-36  | p-zi | rf-z | Co/Zz  | +  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Mus |     | <i>Musa basjoo</i>                | 66    | +  | 8-14 | +  | -       | -   | -      | u  | 1   | +     | z     | 42-48  | p-zi | +    | -      | +  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |
| Mus |     | <i>Musa coccinea</i>              | 116   | +  | 2-4  | -  | -       | +   | -      | u  | 1   | -     | z     | 26-30  | p-zi | +    | -      | +  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Mus |     | <i>Musa paradisiaca</i>           | 65    | +  | 6-9  | +  | -       | -   | o      | u  | 1   | +     | rf-z  | 43-46  | p-zi | rf-z | -      | +  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Mus |     | <i>Musa rosacea</i>               | 25    | +  | 3-5  | -  | -       | +   | -      | u  | 1   | +     | z     | 30-34  | p-zi | rf   | -      | +  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Mus |     | <i>Musa textilis</i>              | 64    | -  | 7-12 | +  | -       | -   | -      | u  | 1   | +     | rf-z  | 45-50  | p-zi | +    | -      | +  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Mus |     | <i>Musa uranoscopus</i>           | 118   | +  | 2-3  | -  | -       | +   | -      | u  | 1   | -     | z     | 22-23  | p-zi | +    | -      | +  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Mus |     | <i>Musa velutina</i>              | 27    | +  | 5-7  | +  | -       | +   | -      | u  | 1   | -     | rf-z  | 27-30  | p-zi | +    | -      | +  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Mus |     | <i>Musella lasiocarpa</i>         | 106   | +  | 3-5  | +  | -       | -   | -      | u  | 1   | -     | z     | 21-22  | p-zi | +    | -      | +  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Str |     | <i>Phenakospermum guyanense</i>   | 119   | +  | 3-9  | -  | 2-5     | -   | u      | u  | 1   | -     | z     | 32-47  | p-zi | +    | -      | +  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |
| Str |     | <i>Ravenala madagascariensis</i>  | 70    | -  | 7-12 | -  | -       | +   | -      | u  | 1   | -     | z     | 60-66  | p-zi | rf-z | -      | +  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |
| Str |     | <i>Strelitzia nicolai</i>         | 68    | -  | 5-7  | -  | 5-7     | -   | -      | u  | 1-2 | -     | z     | 47-65  | p-zi | +    | -      | +  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |
| Str |     | <i>Strelitzia reginae</i>         | 69    | -  | 7-9  | -  | -       | -   | -      | u  | 1   | -     | z     | 21-25  | p-zi | +    | -      | +  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |
| Low |     | <i>Orchidantha borneensis</i>     | 52    | +  | 4-6  | -  | -       | +   | -      | u  | 1   | -     | rf    | 20-21  | r    | rf-z | Co/Zz  | +  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Low |     | <i>Orchidantha fimbriata</i>      | 113   | +  | 3-4  | -  | -       | +   | u      | u  | 1   | +     | rf    | 14-17  | r    | +    | Co     | +  | Co    | Zz     | -  |
| Low |     | <i>Orchidantha maxillarioides</i> | 51    | +  | 3-4  | -  | -       | +   | u      | u  | 1   | -     | rf    | 21-24  | r    | rf-z | Co/Zz  | +  | Co    | Zz     | -  |
| Hel |     | <i>Heliconia bihai</i>            | 67    | +  | 3-4  | -  | -       | +   | -      | u  | 1   | +     | rf    | 28-34  | r-i  | +    | -      | +  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Hel |     | <i>Heliconia episcopalis</i>      | 85    | +  | 2-3  | -  | -       | +   | -      | u  | 1   | -     | rf    | 26-31  | r    | +    | -      | +  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Hel |     | <i>Heliconia hirsuta</i>          | 40    | +  | 3-4  | -  | -       | +   | -      | u  | 1   | -     | rf    | 17-20  | r    | +    | Co     | +  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Hel |     | <i>Heliconia indica</i>           | 99    | -  | 2-6  | -  | -       | +   | -      | u  | 1   | -     | rf    | 34-46  | r-i  | +    | -      | +  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Hel |     | <i>Heliconia latispatha</i>       | 101   | +  | 3-4  | -  | -       | +   | o      | u  | 1   | +     | rf    | 20-23  | r-i  | +    | Co     | +  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Hel |     | <i>Heliconia mariae</i>           | 100   | +  | 2-3  | -  | -       | -   | -      | u  | 1   | -     | rf    | 18-34  | r-i  | +    | -      | +  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Hel |     | <i>Heliconia metallica</i>        | 81    | +  | 3    | -  | -       | +   | -      | u  | 1   | -     | rf    | 30-35  | r-i  | +    | -      | +  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Hel |     | <i>Heliconia pendula</i>          | 84    | +  | 3-4  | -  | -       | +   | -      | u  | 1   | -     | rf    | 26-29  | r-i  | +    | -      | +  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Hel |     | <i>Heliconia psittacorum</i>      | 117   | +  | 3-4  | -  | -       | +   | -      | u  | 1   | -     | rf    | 16-23  | r    | +    | Co     | +  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Hel |     | <i>Heliconia rostrata</i>         | 30    | +  | 2-3  | -  | -       | +   | o      | u  | 1   | -     | rf    | 20-30  | r    | +    | -      | +  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Hel |     | <i>Heliconia stricta</i>          | 11    | +  | 3    | -  | -       | +   | -      | u  | 1   | +     | rf    | 24-33  | r-i  | +    | -      | +  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Hel |     | <i>Heliconia wagneriana</i>       | 102   | +  | 3-4  | -  | -       | +   | -      | u  | 1   | -     | rf    | 28-32  | r    | +    | Co     | +  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Zin | Alp | <i>Aframomum daniellii</i>        | 53    | +  | 1-2  | -  | -       | +   | o      | u  | 1   | -     | rf    | 26-38  | r-i  | rf   | -      | -  | -     | Co/Zz  | +  |
| Zin | Alp | <i>Aframomum sceptrum</i>         | 122   | +  | 2-3  | -  | -       | -   | o      | u  | 1   | +     | rf    | 19-21  | r    | +    | Co     | -  | Co/Zz | Co/Zz  | +  |
| Zin | Alp | <i>Alpinia calcarata</i>          | 61    | +  | 1-3  | -  | 3-5     | -   | o      | u  | 1   | +     | rf    | 21-28  | r    | rf   | Co     | -  | -     | Co/Zz  | +  |
| Zin | Alp | <i>Alpinia elwesii</i>            | 77    | +  | 1-2  | -  | 2-4     | -   | o      | u  | 1   | -     | rf    | 16-21  | r    | rf   | -      | -  | Co    | Co/Zz  | +  |
| Zin | Alp | <i>Alpinia malaccensis</i>        | 86    | +  | 1-4  | -  | -       | -   | -      | u  | 1   | -     | rf    | 44-46  | r    | rf   | -      | -  | Co    | Co/Zz  | +  |
| Zin | Alp | <i>Alpinia officinarum</i>        | 16    | +  | 1-2  | -  | 2-3     | -   | o      | u  | 1   | -     | rf    | 23-28  | r    | rf   | -      | -  | -     | Co/Zz  | +  |
| Zin | Alp | <i>Alpinia purpurata</i>          | 105   | +  | 1-3  | -  | 1-2     | -   | -      | u  | 1   | -     | rf    | 34-43  | r-i  | rf   | -      | -  | -     | Co/Zz  | +  |
| Zin | Alp | <i>Alpinia sanderae</i>           | 29    | +  | 3-5  | -  | 2-4     | +   | o      | u  | 1   | +     | rf    | 25-32  | r-i  | rf   | Co/Zz  | -  | Co    | Co/Zz  | +  |
| Zin | Alp | <i>Alpinia zerumbet</i>           | 87    | +  | 3-5  | -  | -       | -   | -      | u  | 1-2 | -     | rf    | 58-62  | r    | rf   | -      | -  | Co    | Co/Zz  | +  |
| Zin | Alp | <i>Amomum spec.</i>               | 124   | +  | 1    | -  | 4-7     | -   | o      | u  | 1   | +     | rf    | 30-32  | r-i  | rf   | -      | -  | -     | Co/Zz  | +  |
| Zin | Alp | <i>Elettaria cardamomum</i>       | 15    | +  | 2-4  | -  | 2-4     | -   | -      | u  | 1   | +     | rf    | 49-60  | r-i  | rf   | -      | -  | Co    | Co/Zz  | +  |
| Zin | Alp | <i>Etlingera elatior</i>          | 98    | +  | 1    | -  | 4-6     | -   | o      | u  | 1-2 | -     | rf    | 68-71  | r-i  | rf   | -      | -  | Co/Zz | Co/Zz  | +  |
| Zin | Alp | <i>Renealmia thyrsoides</i>       | 20    | +  | 1-3  | -  | 3-5     | +   | o      | u  | 1   | +     | rf    | 41-46  | r-i  | rf   | -      | -  | Co/Zz | Co/Zz  | +  |
| Zin | Rie | <i>Burbridgea schizoecheila</i>   | 17    | +  | 1    | -  | 2-4     | -   | o      | u  | 1   | +     | rf    | 20-28  | r    | rf   | Co     | -  | Co    | Co/Zz  | +  |
| Zin | Rie | <i>Siamanthus siliquosus</i>      | 127   | +  | 1-2  | -  | 5-10    | -   | o      | u  | 1   | +     | rf    | 34-37  | r    | rf-z | -      | -  | Co    | Co/Zz  | +  |
| Zin | Zin | <i>Cautleya robusta</i>           | 111   | +  | 2    | -  | -       | -   | -      | u  | 1   | -     | rf    | 11-15  | p    | rf   | -      | -  | Co/Zz | Co/Zz  | +  |
| Zin | Zin | <i>Curcuma longa</i>              | 55    | +  | 3-4  | -  | -       | -   | -      | u  | 1   | +     | rf    | 16-21  | p    | rf   | Co/Zz  | -  | Co/Zz | Co/Zz  | +  |
| Zin | Zin | <i>Curcuma roscoeana</i>          | 114   | +  | 3-5  | -  | -       | +   | -      | u  | 1   | +     | rf    | 15     | p    | rf   | Co     | -  | Co    | Co/Zz  | +  |
| Zin | Zin | <i>Distichochlamys orlowii</i>    | 128   | +  | 3-5  | -  | -       | -   | o      | u  | 1   | -     | rf    | 13-18  | r    | rf   | Zz     | -  | Co    | Co     | +  |
| Zin | Zin | <i>Hedychium angustifolium</i>    | 23    | +  | 3-4  | -  | -       | -   | -      | u  | 1   | -     | rf    | 23-24  | r-i  | rf   | Co/Zz  | -  | Co/Zz | Co/Zz  | +  |
| Zin | Zin | <i>Hedychium coronarium</i>       | 83    | +  | 4-5  | -  | -       | -   | -      | u  | 1   | -     | rf    | 22-27  | r    | rf   | Co/Zz  | -  | Co/Zz | Co/Zz  | +  |
| Zin | Zin | <i>Hedychium gardnerianum</i>     | 92    | +  | 5-7  | -  | -       | -   | -      | u  | 1   | -     | rf    | 41-42  | r-i  | rf   | Zz     | -  | Co/Zz | Co/Zz  | +  |
| Zin | Zin | <i>Hedychium greenii</i>          | 9     | +  | 7-9  | -  | -       | -   | o      | u  | 1   | -     | rf    | 27-31  | r    | rf   | Co/Zz  | -  | Co/Zz | Co/Zz  | +  |
| Zin | Zin | <i>Hedychium horsfieldii</i>      | 2     | +  | 4-6  | -  | -       | -   | -      | u  | 1   | -     | rf    | 25-30  | r    | rf   | Co/Zz  | -  | Co/Zz | Co/Zz  | +  |
| Zin | Zin | <i>Hedychium muluense</i>         | 12    | +  | 4-5  | -  | -       | -   | -      | u  | 1   | -     | rf    | 28-35  | r-i  | rf   | Co/Zz  | -  | Co/Zz | Co/Zz  | +  |
| Zin | Zin | <i>Kaempferia galanga</i>         | 32    | +  | 2-3  | -  | -       | -   | o      | u  | 1   | -     | rf    | 22-23  | r    | rf   | Zz     | -  | Co/Zz | Co/Zz  | +  |
| Zin | Zin | <i>Kaempferia rotunda</i>         | 31    | +  | 2-3  | -  | -       | -   | -      | u  | 1   | -     | rf    | 12-15  | p    | rf   | Co     | -  | Co/Zz | Co     | +  |
| Zin | Zin | <i>Roscoea alpina</i>             | 107   | +  | 2    | -  | -       | -   | -      | 1  | -   | -     | rf    | 08-09  | p    | -    | -      | -  | Co/Zz | Co/Zz  | +  |
| Zin | Zin | <i>Roscoea cauleoides</i>         | 108   | +  | 2-3  | -  | -       | -   | o      | -  | 1   | -     | rf    | 11-12  | p    | rf   | -      | -  | Co/Zz | Co/Zz  | +  |
| Zin | Zin | <i>Roscoea humeana</i>            | 109   | +  | 2-3  | -  | -       | -   | o      | -  | 1   | -     | rf    | 13-15  | p    | rf   | -      | -  | Co/Zz | Co/Zz  | +  |
| Zin | Zin | <i>Roscoea purpurea</i>           | 110   | +  | 2-4  | -  | -       | -   | -      | 1  | -   | -     | rf    | 12-16  | p    | rf   | Co     | -  | Co/Zz | Co/Zz  | +  |
| Zin | Zin | <i>Scaphochlamys polyphylla</i>   | 104   | +  | 2    | -  | 4-9     | -   | o      | u  | 1   | +     | rf    | 16-20  | r-i  | rf   | Co/Zz  | -  | Co    | Co     | +  |
| Zin | Zin | <i>Scaphochlamys subbiloba</i>    | 103   | +  | 2-3  | -  | 4-7     | -   | o      | u  | 1   | +     | rf    | 22-25  | r-i  | rf   | Co     | -  | Co/Zz | Co/Zz  | +  |
| Zin | Zin | <i>Zingiber spectabile</i>        | 78    | +  | 4-5  | -  | -       | -   | -      | u  | 1   | -     | rf    | 24-27  | r    | rf   | -      | -  | Co/Zz | Co/Zz  | +  |
| Zin | Zin | <i>Zingiber zerumbet</i>          | 62    | +  | 4-5  | -  | -       | -   | -      | u  | 1   | -     | rf    | 24-29  | r    | rf   | Zz     | -  | Co/Zz | Co/Zz  | +  |
| Zin | Zin | <i>Zingiber zerumbet</i>          | 63    | +  | 4-5  | -  | -       | -   | -      | u  | 1   | -     | rf    | 28-33  | r    | rf   | Zz     | -  | Co    | Co/Zz  | +  |
| Zin | Glo | <i>Gagnepainia godefroyi</i>      | 54    | +  | 2-3  | +  | -       | -   | -      | -  | 1   | -     | rf    | 29-34  | r-i  | rf   | -      | -  | Co/Zz | Co/Zz  | +  |
| Zin | Glo | <i>Globba atosanguinea</i>        | 14    | +  | 2    | +  | -       | -   | o      | u  | 1   | -     | rf    | 13-14  | p    | rf   | Co     | -  | -     | Co     | +  |
| Zin | Glo | <i>Globba marantina</i>           | 13    | +  | 2-3  | +  | -       | -   | -      | -  | 1   | -     | rf    | 19-20  | p    | rf   | Co/Zz  | -  | Co    | Co/Zz  | +  |
| Zin | Glo | <i>Globba schomburgkii</i>        | 18    | +  | 2-3  | +  | -       | -   | -      | -  | 1   | -     | rf    | 20-25  | p    | rf   | Co/Zz  | -  | Co    | Co/Zz  | +  |
| Zin | Glo | <i>Globba winitii</i>             | 19    | +  | 3    | +  | -       | -   | -      | -  | 1   | -     | rf    | 16-20  | r    | rf   | Co     | -  | Co    | Co/Zz  | +  |

| Fam | Sub | Artname                             | Sa-nr | Rh | Ex  | Pd | Sk-ring | Lak | Wv | En | Pz | Wv | Stele | x-arch | Phlo | Mark | Stärke | Ra | Ca-Ox | Tannin | Öl |
|-----|-----|-------------------------------------|-------|----|-----|----|---------|-----|----|----|----|----|-------|--------|------|------|--------|----|-------|--------|----|
| Cos |     | <i>Costus afer</i>                  | 79    | +  | 3-5 | -  | 3-5     | +   | o  | u  | 1  | +  | rf    | 16-21  | p    | rf-z | Co/Zz  | -  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Cos |     | <i>Costus deistelii</i>             | 28    | +  | 3-5 | -  | 2-5     | +   | o  | u  | 1  | +  | rf    | 14-16  | p    | rf   | Co/Zz  | -  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Cos |     | <i>Costus englerianus</i>           | 97    | +  | 3-4 | -  | 1-2     | -   | o  | u  | 1  | +  | rf    | 08-11  | r    | +    | -      | -  | -     | Co/Zz  | -  |
| Cos |     | <i>Costus letestui</i>              | 96    | -  | 2-4 | -  | 2-5     | -   | o  | u  | 1  | +  | rf    | 13-17  | r    | +    | Co     | -  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Cos |     | <i>Costus longibracteolatus</i>     | 5     | +  | 2-5 | -  | -       | +   | o  | u  | 1  | -  | rf    | 18-22  | p    | rf   | Co/Zz  | -  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |
| Cos |     | <i>Costus lucanusianus</i>          | 94    | +  | 3-5 | -  | 2-4     | -   | o  | u  | 1  | -  | rf    | 14-22  | r    | rf-z | Co/Zz  | -  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |
| Cos |     | <i>Costus malortieanus</i>          | 21    | +  | 3-4 | -  | 2-5     | -   | o  | u  | 1  | -  | rf    | 17-22  | p    | rf   | -      | -  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Cos |     | <i>Costus megalobracteata</i>       | 95    | +  | 3-5 | +  | 2-4     | -   | o  | u  | 1  | +  | rf    | 19-20  | r    | rf-z | -      | -  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Cos |     | <i>Costus pictus</i>                | 1     | +  | 4   | -  | 2-5     | -   | o  | u  | 1  | -  | rf    | 12-16  | p    | rf-z | Co/Zz  | -  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Cos |     | <i>Costus spiralis</i>              | 8     | +  | 3-5 | -  | 3-5     | +   | o  | u  | 1  | +  | rf    | 12-16  | p    | rf-z | Co/Zz  | -  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Cos |     | <i>Costus spec.</i>                 | 7     | +  | 3-4 | -  | 2-4     | +   | o  | u  | 1  | +  | rf    | 16     | p    | rf-z | Co/Zz  | -  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Cos |     | <i>Costus spec.</i>                 | 115   | +  | 3-5 | -  | -       | -   | o  | u  | 1  | -  | rf    | 08-15  | p    | +    | -      | -  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Cos |     | <i>Dimerocostus strobilaceus</i>    | 6     | +  | 3-4 | -  | -       | +   | o  | u  | 1  | +  | rf    | 15-17  | r    | +    | -      | -  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |
| Cos |     | <i>Monocostus uniflorus</i>         | 80    | +  | 4-5 | -  | -       | +   | o  | u  | 1  | +  | rf    | 09-10  | p    | +    | -      | -  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Cos |     | <i>Tapeinochilos ananassae</i>      | 121   | +  | 3-5 | -  | -       | -   | o  | u  | 1  | +  | rf    | 11-19  | p    | rf   | -      | -  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Cos |     | <i>Tapeinochilos spectabilis</i>    | 88    | +  | 3-5 | +  | 3-5     | +   | o  | u  | 1  | +  | rf    | 21-22  | p    | rf-z | Zz     | -  | Co    | Co/Zz  | -  |
| Mar | Sta | <i>Ataenidia conferta</i>           | 125   | +  | 2-3 | -  | 3-5     | +   | o  | u  | 1  | +  | rf    | 26-31  | r    | +    | -      | -  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |
| Mar | Sta | <i>Marantochloa leucantha</i>       | 4     | +  | 2-3 | -  | 2-4     | +   | -  | u  | 1  | -  | rf    | 19-24  | r    | +    | -      | -  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |
| Mar | Sta | <i>Marantochloa leucantha</i>       | 91    | +  | 1-2 | -  | 2-4     | +   | -  | u  | 1  | -  | rf    | 23-28  | r    | +    | -      | -  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |
| Mar | Sta | <i>Marantochloa mannii</i>          | 76    | -  | 3-4 | -  | 3-5     | +   | -  | u  | 1  | +  | rf    | 23-29  | r    | +    | -      | -  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |
| Mar | Mar | <i>Ctenanthe burle-marxii</i>       | 35    | +  | 4-5 | -  | 1-3     | -   | u  | -  | 1  | -  | rf    | 10-16  | r    | +    | -      | -  | Co/Zz | -      | -  |
| Mar | Mar | <i>Ctenanthe compressa</i>          | 22    | -  | 1-2 | -  | 1-2     | -   | u  | o  | 1  | +  | rf    | 11-16  | r    | +    | -      | -  | Co/Zz | -      | -  |
| Mar | Mar | <i>Ctenanthe lubbersiana</i>        | 10    | +  | 4-6 | -  | 1-3     | -   | u  | o  | 1  | -  | rf    | 12-16  | r    | +    | -      | -  | Co/Zz | -      | -  |
| Mar | Mar | <i>Ctenanthe oppenheimiana</i>      | 34    | +  | 4-5 | -  | 2-4     | -   | u  | -  | 1  | +  | rf    | 18-23  | r-i  | +    | -      | -  | Co/Zz | -      | -  |
| Mar | Mar | <i>Ctenanthe pilosa</i>             | 93    | -  | 4-5 | -  | 2-4     | -   | u  | o  | 1  | +  | rf    | 15-17  | r    | +    | -      | -  | Co/Zz | -      | -  |
| Mar | Mar | <i>Ctenanthe setosa</i>             | 33    | +  | 4-5 | -  | 1-3     | -   | u  | o  | 1  | +  | rf    | 09-14  | r    | +    | -      | -  | Co/Zz | -      | -  |
| Mar | Mar | <i>Halopegia azurea</i>             | 90    | +  | 1   | -  | 3-6     | +   | u  | o  | 1  | +  | rf    | 18-20  | r    | +    | -      | -  | Co/Zz | -      | -  |
| Mar | Mar | <i>Maranta arundinacea</i>          | 60    | +  | 1-2 | -  | 2-6     | +   | u  | -  | 1  | -  | rf    | 13-16  | r    | +    | -      | -  | Co/Zz | -      | -  |
| Mar | Mar | <i>Maranta leuconeura</i>           | 38    | +  | 3-5 | -  | -       | -   | u  | o  | 1  | +  | rf    | 11-13  | r    | +    | -      | -  | Co/Zz | -      | -  |
| Mar | Mar | <i>Stromanthe jacquinii</i>         | 112   | +  | 4-6 | -  | 2-5     | -   | u  | -  | 1  | -  | rf    | 20-23  | r    | +    | -      | -  | Co/Zz | -      | -  |
| Mar | Mar | <i>Stromanthe sanguinea</i>         | 89    | -  | 3-5 | -  | 3-8     | +   | u  | -  | 1  | -  | rf    | 16-17  | r    | +    | -      | -  | Co/Zz | -      | -  |
| Mar | Mar | <i>Stromanthe stromanthoides</i>    | 37    | +  | 4-5 | -  | 2-5     | -   | u  | -  | 1  | -  | rf    | 12-14  | r    | +    | -      | -  | Co/Zz | -      | -  |
| Mar | Don | <i>Donax canniiformis</i>           | 123   | +  | 2-3 | -  | 1-3     | +   | -  | u  | 1  | +  | rf    | 17-18  | r    | +    | -      | -  | Co/Zz | Zz     | -  |
| Mar | Don | <i>Thalia dealbata</i>              | 59    | +  | 1   | -  | 2-3     | +   | -  | -  | 1  | -  | rf    | 14-20  | p    | +    | Co     | -  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |
| Mar | Don | <i>Thalia geniculata</i>            | 57    | +  | 1   | -  | 1-2     | +   | -  | -  | 1  | -  | rf    | 12-14  | r    | +    | -      | -  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |
| Mar | Don | <i>Thalia multiflora</i>            | 58    | +  | 1   | -  | 2-4     | +   | -  | -  | 1  | -  | rf    | 14-19  | p    | +    | Co     | -  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |
| Mar | Cal | <i>Calathea applicata</i>           | 41    | +  | 3-5 | -  | 2-3     | -   | u  | u  | 1  | +  | rf    | 11-14  | r    | +    | -      | -  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |
| Mar | Cal | <i>Calathea bachemiana</i>          | 44    | +  | 4-7 | -  | 1-3     | -   | u  | u  | 1  | +  | rf    | 25-27  | r-i  | +    | -      | -  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |
| Mar | Cal | <i>Calathea cylindrica</i>          | 3     | +  | 4-6 | -  | 1-3     | +   | o  | u  | 1  | +  | rf    | 20     | r    | +    | -      | -  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |
| Mar | Cal | <i>Calathea lietzei</i>             | 46    | +  | 2-4 | -  | 1-3     | -   | o  | -  | 1  | +  | rf    | 11-15  | r    | +    | -      | -  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |
| Mar | Cal | <i>Calathea majestica</i>           | 43    | +  | 1-3 | -  | 3-5     | -   | u  | u  | 1  | +  | rf    | 24-25  | r    | +    | Co     | -  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |
| Mar | Cal | <i>Calathea micans</i>              | 48    | +  | 2-4 | -  | 1-4     | -   | u  | u  | 1  | +  | rf    | 08-12  | p    | +    | -      | -  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |
| Mar | Cal | <i>Calathea orbifolia</i>           | 42    | +  | 4-6 | -  | 2-4     | -   | u  | u  | 1  | +  | rf    | 16-22  | r    | +    | Co     | -  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |
| Mar | Cal | <i>Calathea picturata</i>           | 45    | +  | 4-5 | -  | 1-3     | +   | u  | u  | 1  | +  | rf    | 12-19  | r    | +    | -      | -  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |
| Mar | Cal | <i>Calathea undulata</i>            | 47    | +  | 2-4 | -  | 1-4     | -   | u  | u  | 1  | +  | rf    | 13-16  | r    | +    | -      | -  | Co/Zz | Co     | -  |
| Mar | Cal | <i>Calathea warszewiczii</i>        | 49    | +  | 4-5 | -  | 1-3     | -   | u  | u  | 1  | +  | rf    | 14-16  | p    | +    | -      | -  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |
| Mar | Cal | <i>Calathea zebrina</i>             | 39    | +  | 3-5 | -  | 1-4     | -   | o  | u  | 1  | +  | rf    | 17-20  | r    | +    | -      | -  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |
| Mar | Cal | <i>Ischnosiphon helenae</i>         | 36    | +  | 1-2 | -  | 3-8     | +   | u  | u  | 1  | -  | rf    | 24-25  | r    | +    | -      | -  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |
| Mar | Cal | <i>Pleiostachya pruinosa</i>        | 82    | +  | 1   | -  | 2-5     | +   | u  | u  | 1  | +  | rf    | 17-21  | r    | +    | Co     | -  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |
| Mar | Sar | <i>Hypselodelphys scandens</i>      | 126   | +  | 2-4 | -  | 2-4     | +   | u  | -  | 1  | -  | rf    | 26-27  | p-zi | rf   | -      | -  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |
| Mar | Sar | <i>Sarcophrynium brachystachyum</i> | 24    | +  | 2-3 | -  | 2-5     | +   | u  | -  | 1  | -  | rf    | 20-27  | p-zi | +    | -      | -  | Co/Zz | Co     | -  |
| Mar | Sar | <i>Thaumatococcus daniellii</i>     | 120   | -  | 3-5 | -  | 1-3     | -   | u  | -  | 1  | -  | rf    | 15-18  | p-zi | +    | Co     | -  | Co/Zz | -      | -  |
| Can |     | <i>Canna brasiliensis</i>           | 74    | -  | 3-4 | -  | -       | +   | -  | -  | 1  | -  | rf    | 13-22  | r    | +    | -      | -  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |
| Can |     | <i>Canna flaccida</i>               | 56    | +  | 2-4 | -  | -       | +   | -  | -  | 1  | -  | rf    | 08-09  | r    | +    | -      | -  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |
| Can |     | <i>Canna indica</i>                 | 72    | -  | 4-7 | -  | -       | -   | -  | u  | 1  | -  | rf    | 16-20  | r    | +    | -      | -  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |
| Can |     | <i>Canna limbata</i>                | 75    | -  | 3-4 | -  | -       | +   | -  | -  | 1  | -  | rf    | 15-18  | r    | +    | -      | -  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |
| Can |     | <i>Canna lutea</i>                  | 71    | +  | 3-4 | -  | -       | +   | -  | -  | 1  | -  | rf    | 18-20  | r    | +    | -      | -  | Co/Zz | Zz     | -  |
| Can |     | <i>Canna paniculata</i>             | 50    | +  | 2-3 | -  | -       | -   | o  | u  | 1  | -  | rf    | 17-18  | r    | +    | -      | -  | Co/Zz | Zz     | -  |
| Can |     | <i>Canna tuerckheimii</i>           | 73    | -  | 3-4 | -  | -       | +   | -  | u  | 1  | -  | rf    | 20-21  | r    | +    | -      | -  | Co/Zz | Co/Zz  | -  |

**Tabelle 2: Arten, Merkmale und Ergebnisse in Übersicht**

Die Datensätze zu den untersuchten wurzelanatomischen Merkmalen können Tabelle 2 entnommen werden. Die subfamiliären Unterteilungen der Zingiberaceae bzw. der Marantaceae folgen den molekularen Klassifikationen von KRESS, PRINCE & WILLIAMS (2002) bzw. PRINCE & KRESS (2006). Die Erläuterungen zu den verwendeten Abkürzungen und Symbolen sind nach Spalten sortiert:

**Fam** = Familie: **Can** = Cannaceae, **Cos** = Costaceae, **Hel** = Heliconiaceae, **Low** = Lowiaceae, **Mar** = Marantaceae, **Mus** = Musaceae, **Str** = Strelitziaceae, **Zin** = Zingiberaceae

**Sub** = Tribus der Zingiberaceae: **Alp** = Alpinieae, **Glo** = Globbeae, **Rie** = Riedelieae, **Zin** = Zingibereae bzw. Clades der Marantaceae: **Cal** = *Calathea*-Clade, **Don** = *Donax*-Clade, **Mar** = *Maranta*-Clade, **Sar** = *Sarcophrynium*-Clade, **Sta** = *Stachyphrynium*-Clade

**Artname** = Artnamen alphabetisch innerhalb der Familien, Tribus bzw. Gruppen

**Sa-nr** = Sammelnummer

**Rh** = Rhizodermis: **+** = erkennbar, **-** = nicht erkennbar

**Ex** = Exodermis: **1-12** = Anzahl der Zellschichten, **-** = nicht erkennbar

**Pd** = regelmäßig ausgebildetes Periderm: **+** = erkennbar, **-** = nicht erkennbar

**Sk-ring** = Sklerenchymring im Cortex: **1-10** = Anzahl der Zellschichten, **-** = nicht erkennbar

**Lak** = Lakunen im Cortexgewebe: **+** = erkennbar, **-** = nicht erkennbar

**Wv iCo** = vereinzelt bis sehr häufig auftretende Wandverstärkung der Zellen des inneren Cortexes: **u** = u-förmig, **o** = o-förmig, **-** = nicht erkennbar

**En** = tertiäre Endodermis: **o** = o-förmige bzw. **u** = u-förmige Zellwandverstärkungen, **-** = nicht erkennbar

**Pz** = Perizykel: **1-2** = Anzahl der Zellschichten

**Wv Pz** = Wandverstärkungen der Perizykelzellen, **+** = erkennbar, **-** = nicht erkennbar

**Stele** = Anordnung der Metaxylemtracheen: **rf** = ringförmige bzw. **z** = zerstreute Anordnung

**x-arch** = Anzahl der Xylem- bzw. Phloempole

**Phlo** = Leptomstränge des Phloems: **p** = periphere, kaum radial gestreckte Leptomstränge, **r** = deutlich radial gestreckte Leptomstränge, **i** = mehrere von den radial gestreckten Leptomsträngen inselförmig abgetrennte Leptomstränge, **zi** = viele inselförmig abgetrennte und über den Zentralzylinder zerstreute Leptomstränge

**Mark** = Verholzung des Grundgewebes des Zentralzylinders: **rf** = Sklerenchymring ausgebildet, **rf-z** = Sklerenchymring und einzelne zerstreute Sklerenchymzellen im Markgewebe erkennbar, **+** = Grundgewebe vollständig verholzt, **-** = keine Verholzung erkennbar

**Stärke** = Vorkommen in **Co** = Cortex bzw. **Zz** = Zentralzylinder, **-** = nicht erkennbar

**Ra** = Raphiden, **+** = erkennbar, **-** = nicht erkennbar

**Ca-Ox** = alle Calcium-Oxalat-Kristalle außer Raphiden: Vorkommen in **Co** = Cortex bzw. **Zz** = Zentralzylinder, **-** = nicht erkennbar

**Tannin** = Vorkommen in **Co** = Cortex bzw. **Zz** = Zentralzylinder, **-** = nicht erkennbar

**Öl** = Ölzellen im Cortex, **+** = erkennbar, **-** = nicht erkennbar

## 4 Bestimmung der Zingiberales anhand von wurzelanatomischen Merkmalen

Im Folgenden finden sich Bestimmungsschlüssel, um die in der vorliegenden Arbeit verwendeten Taxa der Zingiberales anhand von wurzelanatomischen Merkmalen bestimmen zu können. Zur Erstellung der Bestimmungsschlüssel werden möglichst voll ausgereifte Wurzeln verwendet, da sonst Merkmale, die beispielsweise Verholzungen verschiedener Gewebe betreffen, nicht eindeutig erkannt werden können.

Die in Tabelle 2 angegebenen Merkmale spiegeln die jeweils typische bzw. deutlichste Ausprägung derselben wider. In die Bestimmungsschlüssel gehen jedoch nur solche Merkmale ein, die in allen untersuchten Wurzeln weitgehend dasselbe Bild ergeben, da ansonsten nicht gewährleistet werden kann, dass der jeweilige Schlüssel auch zum richtigen Ergebnis führt. Nur bei den Zingiberaceae kann dies nicht durchgehalten werden, da hier die Ausprägung der Merkmale verschiedener Wurzeln ein und derselben Art oftmals stärker variiert als bei den anderen Familien. Daher müssen möglichst viele Wurzeln einer Species angesehen werden, um bei der Bestimmung der Zingiberaceae mit größtmöglicher Sicherheit zum richtigen Ergebnis zu gelangen.

### 4.1 Bestimmung der Familien

- |    |  |                               |
|----|--|-------------------------------|
| 1  | Raphiden im Rindenparenchym  | 2                             |
| 1* | keine Raphiden im Rindenparenchym  | 7                             |
| 2  | Anordnung der Leitelemente im Zentralzylinder zerstreut (Tafel 1 F)  | 3                             |
| 2* | Anordnung der Leitelemente im Zentralzylinder ringförmig (Tafel 8 D)   | 5                             |
| 3  | zentrale Leptomstränge mit mehreren Siebröhren (Tafel 3 C)   | <b>Musaceae (4.2.1)</b>       |
| 3* | zentrale Leptomstränge mit ein, selten zwei Siebröhren (Tafel 3 D)   | 4                             |
| 4  | Endodermiszellen sehr viel größer als Perizykelzellen (Tafel 1 E)  | <b>M. coccinea</b>            |
| 4* | Endodermiszellen etwa so groß wie Perizykelzellen (Tafel 5 C)  | <b>Strelitziaceae (4.2.2)</b> |
| 5  | periphere Leptomstränge reichen zentripetal nicht bis zu den großen Metaxylemtracheen, viele weiter zentral verlaufende Leptomstränge vorhanden (Tafel 3 B)  | <b>Musaceae (4.2.1)</b>       |
| 5* | periphere Leptomstränge reichen zentripetal bis zu den großen Metaxylemtracheen, keine bis wenige weiter zentral verlaufende Leptomstränge vorhanden (Tafel 8 D)   | 6                             |
| 6  | einzelne weiter zentral verlaufende Leptomstränge kaum vorhanden, Markgewebe selten komplett verholzt, Stärkekörner zusammengesetzt und eckig bis rundlich, wenig Tannin gewöhnlich nur im Zentralzylinder (Tafel 6 C) | <b>Lowiaceae (4.2.3)</b>      |



- 6\*** einzelne bis mehrere weiter zentral verlaufende Leptomstränge häufig vorhanden, Markgewebe stets verholzt, Stärkekörner einfach und rundlich bis länglich, reichlich Tannin in Cortex und Zentralzylinder (Tafel 8 D) **Heliconiaceae (4.2.4)**
- 7** im Längsschnitt Ölzellen im Cortex vorhanden (Tafel 12 B) **Zingiberaceae (4.2.5)**
- 7\*** im Längsschnitt keine Ölzellen im Cortex vorhanden **8**
- 8** kein Sklerenchymring im äußeren Cortex (Tafel 29 A) **9**
- 8\*** Sklerenchymring im äußeren Cortex (Tafel 20 A) **14**
- 9** tertiäre Endodermis nicht oder kaum entwickelt (Tafel 29 B) **Cannaceae (4.2.8)**
- 9\*** tertiäre Endodermis deutlich entwickelt (Tafel 20 A) **10**
- 10** O-Endodermis, Zellwandverstärkungen im inneren Cortex u-förmig (Tafel 25 C) **Maranta leuconeura**
- 10\*** U-Endodermis, Zellwandverstärkungen im inneren Cortex o-förmig (Tafel 21 C) **11**
- 11** Markgewebe nicht komplett verholzt (Tafel 23 A) **Costaceae (4.2.6)**
- 11\*** Markgewebe komplett verholzt (Tafel 29 C) **12**
- 12** Zellwände der Exodermis deutlich verstärkt (Tafel 22 A) **Dimerocostus strobilaceus**
- 12\*** Zellwände der Exodermis nicht oder kaum verstärkt (Tafel 29 A) **13**
- 13** Siebröhren um ein Mehrfaches größer als ihre Geleitzellen (Tafel 30 C) **Cannaceae (4.2.8)**
- 13\*** Siebröhren kaum größer als ihre Geleitzellen (Tafel 21 C) **Costaceae (4.2.6)**
- 14** keine tertiäre Endodermis entwickelt oder O-Endodermis (Tafel 25 E) **Marantaceae (4.2.7)**
- 14\*** U-Endodermis (Tafel 25 F) **15**
- 15** Markgewebe nicht komplett verholzt **16**
- 15\*** Markgewebe komplett verholzt **17**
- 16** zahlreiche weiter zentral verlaufende Leptomstränge (Tafel 27 C) **Hypselodelphys scandens**
- 16\*** keine weiter zentral verlaufenden Leptomstränge (Tafel 23 A) **Costaceae (4.2.6)**
- 17** zahlreiche weiter zentral verlaufende Leptomstränge (Tafel 27 C) **Hypselodelphys scandens**
- 17\*** keine weiter zentral verlaufenden Leptomstränge (Tafel 23 A) **18**



- 18 innere oder innere und äußere Tangentialwand der Exodermis verstärkt 19
- 18\* Zellwände der Exodermiszellen nicht oder gleichmäßig verstärkt 20
- 19 innere Tangentialwände einiger Exodermiszellen besonders stark verdickt, Sklerenchymring reicht vom äußeren bis zum mittleren Cortex, Zellen der Exodermis und des Sklerenchyms etwa gleich groß, keine Lakunen im Cortex (Tafel 21 A)  
*Costus letestui*
- 19\* Tangentialwände der Exodermis stärker als Radialwände, Sklerenchymring im äußeren Cortex schmal, Zellen der Exodermis um ein Vielfaches größer als die des Sklerenchymrings, große Lakunen im Cortex (Tafel 25 A) *Ataenidia conferta*
- 20 Metaxylemtracheen relativ klein und radial oft bandartig miteinander verbunden, Leptomstränge breit dreieckig den Bereich zwischen den Xylemstrahlen einnehmend (Tafel 21 C) *Costus englerianus*
- 20\* Leitelemente anders gestaltet **Marantaceae (4.2.7)**

## 4.2 Bestimmung innerhalb der Familien

### 4.2.1 Musaceae

- 1 zentrale Leptomstränge mit ein, selten zwei Siebröhren (Tafel 3 D) *Musa coccinea*
- 1\* zentrale Leptomstränge mit mehreren Siebröhren (Tafel 3 C) 2
- 2 Endodermiszellen mit nahezu unverstärkten Radialwänden (Tafel 1 D) *Musella lasiocarpa*
- 2\* Endodermiszellen mit von innen nach außen abnehmender Verstärkung der Radialwände (Tafel 1 C) *Musa spec. div.*

### 4.2.2 Strelitziaceae

- 1 Lakunen im Cortex, mehrere Exodermiszellen mit verstärkter innerer Tangentialwand (Tafel 5 A) *Ravenala madagascariensis*
- 1\* keine Lakunen im Cortex, Exodermiszellen ohne Verstärkung der inneren Tangentialwand 2
- 2 Sklerenchymring im äußeren Cortex (Tafel 4 A) 3
- 2\* kein Sklerenchymring im äußeren Cortex *Strelitzia reginae*
- 3 Perizykel stellenweise deutlich zweischichtig *Strelitzia nicolai*
- 3\* Perizykel einschichtig *Phenakospermum guyanense*

### 4.2.3 Lowiaceae

1 einzelne weiter zentral verlaufende Leptomstränge vorhanden, einzelne bis mehrere Perizykelzellen verholzt, ein bis mehrere Schichten des inneren Cortexes mit u-förmig verstärkten Zellwänden (Tafel 6 A) *Orchidantha fimbriata*

1\* keine weiter zentral verlaufenden Leptomstränge vorhanden, Perizykelzellen nicht verholzt, höchstens einzelne Zellen des inneren Cortexes mit u-förmig verstärkten Zellwänden *Orchidantha spec. div.*

### 4.2.4 Heliconiaceae

1 keine weiter zentral verlaufenden Leptomstränge, reichlich Stärke im Cortex *Heliconia psittacorum*

1\* einzelne bis mehrere weiter zentral verlaufende Leptomstränge, kaum Stärke im Cortex (Tafel 8 D) *Heliconia spec. div.*

### 4.2.5 Zingiberaceae

1 einzelne Tracheen in das Markparenchym eingestreut, jede von einem eigenen Sklerenchymring umgeben, der wiederum von Leptomsträngen durchzogen ist, Exodermiszellen auffallend klein und mit Tanninen gefüllt (Tafeln 17 C, 18 B und 19 B) *Etlingera elatior*

1\* Zentralzylinder und Exodermis anders gestaltet 2

2 regelmäßige Peridermbildung (Tafel 14 A), meist Primär- oder Sekundärendodermis, selten U-Endodermis 3

2\* keine regelmäßige Peridermbildung, Korkbildung gewöhnlich nur im Zusammenhang mit äußeren Verletzungen der Wurzel 4

3 periphere Leptomstränge oft radial gestreckt, abgetrennte Leptomstränge vorhanden (Tafel 14 E), Anzahl der Xylem- und Phloempole über 28 *Gagnepainia godefroyi*

3\* periphere Leptomstränge kaum radial gestreckt, keine abgetrennten Leptomstränge vorhanden, Anzahl der Xylem- und Phloempole unter 26 *Globba spec. div.*

4 Sklerenchymring im äußeren Cortex deutlich oder wenigstens in Form mehrerer verholzter Zellen entwickelt 5

4\* kein Sklerenchymring entwickelt 11

5 Wände der Exodermiszellen unverstärkt und nicht verholzt *Renealmia thyrsoides* oder *Alpinia spec. div.*

5\* Wände der Exodermiszellen deutlich verstärkt oder verholzt 6

6 mehrere abgetrennte Leptomstränge vorhanden 7

6\* keine abgetrennten Leptomstränge vorhanden 9

- 7 abgetrennte Leptomstränge kleinzellig, Metaxylemtracheen auffallend klein (Tafel 11 A)  
*Scaphochlamys spec. div.*
- 7\* abgetrennte Leptomstränge mit kleinen und großen Zellen, Metaxylemtracheen groß (Tafeln 18 C & F) 8
- 8 Exodermis deutlich einschichtig, Anzahl der Xylem- und Phloempole unter 33  
*Amomum spec.*
- 8\* Exodermis mehrschichtig, Anzahl der Xylem- und Phloempole über 48 (Tafel 18 F)  
*Elettaria cardamomum*
- 9 Endodermiszellen tangential gestreckt, Leptomstränge mit kleinen und großen Zellen  
*Alpinia spec. div.*
- 9\* zahlreiche ± quadratische Endodermiszellen, Leptomstränge kleinzellig (Tafel 18 D) 10
- 10 Sklerenchymring gut entwickelt, verholzte Zellen häufig abgerundet und Interzellularen mit Tanninen gefüllt, häufig verholzte Zellen in das unverholzte Markparenchym eingestreut (Tafeln 18 A & 19 C)  
*Siamanthus siliquosus*
- 10\* Sklerenchymring nur in Form einzelner verholzter Zellen im äußeren Cortex angedeutet, verholzte Zellen nicht abgerundet, keine Interzellularen erkennbar, ringförmige Verholzung des Xylemparenchyms  
*Burbridgea schizocheila*
- 11 Anzahl der Xylem- und Phloempole über 43, keine abgetrennten Leptomstränge vorhanden  
*Alpinia spec. div.*
- 11\* Anzahl der Xylem- und Phloempole unter 43, bei Wurzeln mit etwa 40 Xylem- und Phloempolen abgetrennte Leptomstränge vorhanden 12
- 12 Markgewebe komplett verholzt  
*Aframomum sceptrum*
- 12\* Markgewebe nicht komplett verholzt 13
- 13 zumindest stellenweise deutlich einschichtige Exodermis (Tafel 17 A), abgetrennte Leptomstränge vorhanden  
*Aframomum daniellii*
- 13\* Exodermis zwei- bis mehrschichtig, abgetrennte Leptomstränge selten vorhanden 14
- 14 Leptomstränge nur mit kleinen oder höchstens einzelnen vergrößerte Zellen, keine abgetrennten Leptomstränge vorhanden (Tafel 9 E) 15
- 14\* Leptomstränge mit kleinen und vielen großen Zellen, abgetrennte Leptomstränge gelegentlich vorhanden (Tafel 16 B) 20
- 15 primäre, sekundäre oder U-Endodermis mit deutlich verdickten äußeren Tangentialwänden 16
- 15\* U-Endodermis mit dünnen äußeren Tangentialwänden (Tafel 9 D) 17
- 16 häufig primäre Endodermis, seltener sekundäre Endodermis mit stärker verdickten äußeren als inneren Tangentialwänden (Tafel 9 E)  
*Roscoeia spec. div.*

- 16\* sekundäre bis U-Endodermis mit deutlich verdickten äußeren Tangentialwänden  
*Cautleya robusta*
- 17 Zellwände der Exodermis deutlich verstärkt und verholzt, Lakunen im Cortex (Tafeln 9 A & C)  
*Curcuma roscoeana*
- 17\* Zellwände der Exodermis höchstens leicht verstärkt und nicht verholzt 18
- 18 blasenförmig aufgetriebene Cortexzellen, Leptomstränge kaum radial gestreckt  
*Curcuma longa* oder *Kaempferia rotunda*
- 18\* keine blasenförmig aufgetriebenen Cortexzellen, Leptomstränge deutlich radial gestreckt 19
- 19 Zellwände der Exodermis nicht verstärkt  
*Kaempferia galanga*
- 19\* Zellwände der Exodermis leicht verstärkt  
*Distichochlamys orlowii*
- 20 keine abgetrennten Leptomstränge vorhanden  
*Hedychium spec. div.* oder *Zingiber spec. div.*
- 20\* abgetrennte Leptomstränge vorhanden 21
- 21 abnormes Xylem (Tafel 10 C)  
*Hedychium gardnerianum*
- 21\* Xylem normal gestaltet  
*Hedychium spec. div.*

#### 4.2.6 Costaceae

- 1 Lakunen im Cortex 2
- 1\* keine Lakunen im Cortex 6
- 2 Markgewebe vollständig verholzt 3
- 2\* Markgewebe nicht vollständig verholzt 4
- 3 Siebröhren um ein mehrfaches größer als ihre Geleitzellen (Tafel 21 E)  
*Dimerocostus strobilaceus*
- 3\* Siebröhren kaum größer als ihre Geleitzellen  
*Monocostus uniflorus*
- 4 regelmäßige und starke Korkbildung (Tafel 22 B)  
*Tapeinochilos spectabilis*
- 4\* keine oder unregelmäßige und schwache Korkbildung 5
- 5 einige u-förmig verstärkte Zellen um das unverholzte Markparenchym (Tafel 23 B)  
*Costus longibracteolatus*
- 5\* keine u-förmig verstärkten Zellen um das unverholzte Markparenchym *Costus spec. div.*
- 6 kein Sklerenchymring im äußeren Cortex  
*Tapeinochilos ananassae* oder *Costus spec.* (Sill #115)

- 6\* Sklerenchymring im äußeren Cortex 7
- 7 innere Tangentialwände einiger Exodermiszellen besonders stark verdickt, Sklerenchymring reicht vom äußeren bis zum mittleren Cortex (Tafel 21 A) *Costus letestui*
- 7\* Exodermis anders gestaltet, Sklerenchymring schmal 8
- 8 Metaxylemtracheen relativ klein und radial oft bandartig miteinander verbunden (Tafel 21 C), Markgewebe vollständig verholzt *Costus englerianus*
- 8\* Xylem anders gestaltet, Markgewebe nicht vollständig verholzt 9
- 9 regelmäßige und starke Korkbildung *Costus megalobracteata*
- 9\* keine oder unregelmäßige und schwache Korkbildung *Costus spec. div.*

#### 4.2.7 Marantaceae

- 1 periphere Leptomstränge kaum radial gestreckt und zahlreiche weiter zentral verlaufende Leptomstränge vorhanden (Tafel 27 C) 2
- 1\* periphere Leptomstränge mehr oder weniger deutlich radial gestreckt und keine oder einzelne weiter zentral verlaufenden Leptomstränge vorhanden 4
- 2 nur abgetrennte Leptomstränge mit ein bis zwei runden Siebröhren (Tafel 28 A) *Thaumatococcus danielli*
- 2\* auch abgetrennte Leptomstränge mit drei und mehr Siebröhren 3
- 3 zahlreiche abgetrennte Leptomsträngen mit fünf bis acht, selten mit nur zwei bis drei Siebröhren (Tafel 25 E) *Sarcophrynium brachystachyum*
- 3\* zahlreiche Leptomstränge mit ein bis drei, selten mit fünf oder sechs Siebröhren (Tafel 28 B) *Hypselodelphys scandens*
- 4 Exodermis stets deutlich einschichtig (Tafeln 24 A & B) 5
- 4\* Exodermis gewöhnlich mehrschichtig (Tafel 24 C) 7
- 5 Zellen der Exodermis um ein Vielfaches größer als die der Rhizodermis, Endodermis mit Casparyschem Streifen, keine Zellwandverstärkungen im inneren Cortex (Tafeln 24 B & 27 A) *Thalia spec. div.*
- 5\* Zellen der Exodermis etwa so groß wie die der Rhizodermis, sekundäre bis tertiäre Endodermis, u-förmige Zellwandverstärkungen im inneren Cortex (Tafel 24 A) 6
- 6 O-Endodermis *Halopegia azurea*
- 6\* U-Endodermis *Pleiostachya pruinosa*
- 7 Tangentialwände der Exodermis teilweise stärker als Radialwände, reichlich Tannin in den Zellen des Sklerenchymrings (Tafeln 25 A & 28 C) *Ataenidia conferta*

- 7\* Zellwände der Exodermis gleichmäßig dick, kaum Tannin in den Zellen des Sklerenchymrings oder kein Sklerenchymring **8**
- 8 kein Sklerenchymring im äußeren Cortex, O-Endodermis (Tafeln 25 C & 26 A) **9**  
*Maranta leuconeura*
- 8\* Sklerenchymring im äußeren Cortex **9**
- 9 Zellen des Sklerenchymrings nicht oder kaum kleiner als Exodermis- bzw. unverholzte Cortexzellen und Sklerenchymring gewöhnlich nicht geschlossen *Maranta arundinacea*
- 9\* Zellen des Sklerenchymrings meist deutlich kleiner als Exodermis- bzw. unverholzte Cortexzellen und Sklerenchymring gewöhnlich geschlossen (Tafel 26 B) **10**
- 10 keine Zellwandverstärkungen im inneren Cortex, große Lakunen im Rindenparenchym und U-Endodermis (Tafel 25 F) *Donax canniformis* oder *Marantochloa spec. div.*
- 10\* einige Zellen mit Zellwandverstärkungen bis hin zu mehrschichtigen Sklerenchymringen im inneren Cortex, meist keine oder kleine Lakunen **11**
- 11 O-Endodermis *Ctenanthe spec. div.*
- 11\* primäre, sekundäre oder U-Endodermis **12**
- 12 o-förmige Zellwandverstärkungen im inneren Cortex (Tafel 25 D) *Calathea spec. div.*
- 12\* u-förmige Zellwandverstärkungen im inneren Cortex **13**
- 13 U-Endodermis *Calathea spec. div. oder Ischnosiphon helenae*
- 13\* keine Tertiäre Endodermis *Ctenanthe spec. div. oder Stromanthe spec. div.*

#### 4.2.8 Cannaceae

- 1 weniger als zehn Xylem- und Phloempole, speichenartige Gewebereste zwischen den Lakunen (Tafel 30 B) *Canna flaccida*
- 1\* mehr als zwölf Xylem- und Phloempole, breitere Gewebestreifen zwischen den Lakunen (Tafel 30 A) *Canna spec. div.*



## 5 Diskussion

### 5.1 Wurzelanatomie als Merkmalskomplex in der Taxonomie

Die Wurzelanatomie liefert in der Ordnung der Zingiberales zahlreiche Merkmale und Merkmalskombinationen, die sich in der Taxonomie zur Bestimmung der Familien, Gattungen und teilweise einzelner Spezies eignen.

#### 5.1.1 Die „Bananen-Gruppe“

Den vier Familien der „Bananen-Gruppe“ sind die im Cortex auftretenden Raphiden gemeinsam. Die einzelnen Familien lassen sich anhand von weiteren wurzelanatomischen Merkmalen relativ leicht bestimmen. Auch die Gattungen der Strelitziaceae können unterschieden werden, ebenso die beiden Species von *Strelitzia*, sowie *Musella* und *Musa* in den Musaceae. Ferner ist es möglich, einzelne Species innerhalb der Gattungen eindeutig zu identifizieren. Dies sind *M. coccinea* in *Musa*, *O. fimbriata* in *Orchidantha* und *H. psittacorum* in *Heliconia*. Insgesamt lässt sich sagen, dass sich die Wurzelanatomie innerhalb der „Bananen-Gruppe“ gut eignet, um Familien und Gattungen gegeneinander abzugrenzen. Zur Bestimmung der vier Familien eignen sich folgende Merkmalskombinationen:

**Musaceae:** zerstreute Anordnung der Leitelemente, zentrale Leptomstränge mit mehreren Siebröhren

**Strelitziaceae:** zerstreute Anordnung der Leitelemente, zentrale Leptomstränge mit ein, selten zwei Siebröhren

**Lowiaceae:** ringförmige Anordnung der Leitelemente, einzelne weiter zentral verlaufende Leptomstränge selten, Markgewebe selten vollständig verholzt, Stärkekörner zusammengesetzt und eckig bis rundlich, wenig Tannin gewöhnlich nur im Zentralzylinder

**Heliconiaceae:** ringförmige Anordnung der Leitelemente, einzelne bis mehrere weiter zentral verlaufende Leptomstränge häufig, Markgewebe stets verholzt, Stärkekörner einfach und rundlich bis länglich, reichlich Tannin in Cortex und Zentralzylinder

Bei den Musaceae gibt es Arten, die von der typischen Merkmalskombination abweichen. Diese können aufgrund der Gestaltung des Phloems bzw. des Größenverhältnisses von Endodermis- zu Perizykelzellen trotzdem den Musaceae zugeordnet werden.

Innerhalb der einzelnen Familien der „Bananen-Gruppe“ können folgende Gattungen bzw. Species bestimmt werden:

**Musaceae:** *M. coccinea* unterscheidet sich in der Gestaltung ihrer zentralen Leptomstränge von den restlichen Musaceae. *Musella* kann durch ihre Endodermis von den verbleibenden Species von *Musa* getrennt werden.

**Strelitziaceae:** *Ravenala* besitzt als einziger Vertreter der Familie Lakunen im Cortex und eine speziell ausgebildete Exodermis. *Strelitzia reginae* fehlt der Sklerenchymring im äußeren Cortex, der *St. nicolai* und *Phenakospermum* verbindet, die jedoch aufgrund des Perizykels unterschieden werden können.

**Lowiaceae:** *Orchidantha fimbriata* lässt sich anhand von Phloem, Perizykel und innerem Cortex von den anderen beiden Arten trennen.

**Heliconiaceae:** *Heliconia psittacorum* unterscheidet sich von den übrigen Vertretern der Gattung durch das Phloem und zusätzlich durch die Stärkeanreicherungen.

### 5.1.2 Die „Ingwer-Gruppe“

Bei der Betrachtung der „Ingwer-Gruppe“ fällt auf, dass ihnen die Raphiden im Cortex fehlen. Die vier Familien und der Großteil der Gattungen lassen sich aufgrund der Wurzelanatomie gut bestimmen. Mehrfach können auch einzelne Species direkt identifiziert werden.

Die Zingiberaceae können aufgrund der im Längsschnitt gut erkennbaren Ölzellen sehr leicht von den restlichen sieben Familien, denen diese Zellen fehlen, unterschieden werden. Viele Vertreter der anderen drei Familien der „Ingwer-Gruppe“, Costaceae, Marantaceae und Cannaceae, lassen sich ebenso problemlos der entsprechenden Familie zuordnen, sofern sie jeweils typische Merkmalskombinationen aufweisen.

**Zingiberaceae:** Ölzellen im Cortex

**Costaceae:** Sklerenchymring im äußeren Cortex, U-Endodermis, Markgewebe nicht vollständig verholzt.

**Marantaceae:** Sklerenchymring im äußeren Cortex, primäre, sekundäre oder tertiäre U- bzw. O-Endodermis, Markgewebe gewöhnlich vollständig verholzt.

**Cannaceae:** kein Sklerenchymring im äußeren Cortex, primäre, sekundäre oder beginnende U-Endodermis, Markgewebe vollständig verholzt.

Die auftretenden Abweichungen verkomplizieren jedoch die Bestimmung der Familien häufig (siehe: 4.1). Einige Species können trotz Abweichung in einem der für die jeweilige Familie typischen Merkmale durch spezielle Ausprägung anderer Merkmale identifiziert und bereits auf dem Bestimmungsweg zu den Familien heraus geschlüsselt werden. Dies sind *Costus letestui*, *C. englerianus* und *Dimerocostus strobilaceus* in den Costaceae und *Maranta leuconeura*, *Hypselodelphys scandens* und *Ataenidia conferta* in den Marantaceae.

Innerhalb der einzelnen Familien der „Ingwer-Gruppe“ können folgende Gattungen bzw. Species bestimmt werden:

#### **Zingiberaceae**

In den Zingiberaceae sind einzelne Arten häufig gut anhand bestimmter Merkmalskombinationen zu identifizieren. *Etlingera elatior* kann aufgrund ihres speziell ausgebildeten Zentralzylinders mit einzelnen ins Markparenchym eingestreuten Tracheen, die jeweils von einem Sklerenchymring umgeben sind, der wiederum von Leptomsträngen durchzogen ist und der kleinzelligen, mit Tanninen gefüllten Exodermis von allen anderen Zingiberaceae unterschieden werden.

Andererseits ist es etwas schwerer als in den anderen Familien, anhand der Wurzelquerschnitte Gruppen zu bilden, denn die Merkmale der Zingiberaceae variieren stark, und es finden sich oftmals fließende Übergänge zwischen den Merkmalen. Daher müssen für die Bestimmung der Zingiberaceae möglichst viele verschiedene Wurzeln einer Species angesehen werden, damit das Ergebnis aussagekräftig ist.

Die regelmäßige Peridermbildung bei den Globbeae ist nicht in allen Wurzeln deutlich erkennbar, da manche Wurzeln wohl noch zu jung sind. Andererseits gibt es Vertreter von *Hedychium*, die gelegentlich eine unregelmäßige Korkbildung aufweisen, gewöhnlich im Zusammenhang mit äußeren Verletzungen der Wurzel. Dies kann zu Verwechslungen führen. Darüber hinaus ist die Unterscheidung von Periderm und Exodermis oft nicht ganz einfach und nur mit viel Erfahrung zu bewerkstelligen, v.a. dann wenn die Qualität der Wurzelquerschnitte nicht optimal ist (siehe: 3.2). Trotz allem ist aber davon auszugehen, dass es sich um einen Vertreter der Globbeae handelt, wenn eine gleichmäßige Korkschicht ausgebildet ist. Weitere Indizien sind eine Endodermis im primären oder sekundären Zustand und eine „Wellenlinie“ zwischen verholztem Xylemparenchym und unverholztem Markgewebe. Innerhalb der Globbeae unterscheiden sich *Gagnepainia* und *Globba* hinsichtlich der Ausbildung des Phloems.

Der Sklerenchymring im äußeren Cortex ist bei vielen Species nur in Ansätzen, d.h. in Form einiger verholzter Zellen, oder nur bei einem Teil der Wurzeln auszumachen, d.h. dieses Merkmal kann wiederum nur dann als stabiles Unterscheidungskriterium herangezogen werden, wenn mehrere Wurzeln einer Art in die Bestimmung einfließen. Hinweise für die Entwicklung eines Sklerenchymrings finden sich abgesehen von *Aframomum* in allen Gattungen der Alpinieae bzw. Alpinieae und Riedelieae und bei *Scaphochlamys* (Hedychieae bzw. Zingibereae). In allen anderen Taxa fehlt dieses Merkmal.

Werden neben dem Sklerenchymring die verstärkten Zellwände der Exodermis und die abgetrennten Leptomstränge betrachtet, so lassen sich die Gattungen *Scaphochlamys*, *Amomum* und *Elettaria* von den übrigen abgrenzen. Diese drei wiederum können aufgrund der unterschiedlichen Gestaltung ihrer abgetrennten Leptomstränge und der Anzahl der Zellschichten ihrer Exodermen unterschieden werden.

Neben dem Sklerenchymring finden sich bei *Renealmia* und zwei Arten von *Alpinia* abgetrennte Leptomstränge und eine unverstärkte Exodermis. Im Gegensatz dazu besitzen *Burbridgea* und *Siamanthus* ebenso wie drei weitere Arten von *Alpinia* neben dem Sklerenchymring eine Exodermis, deren Zellen verholzen können, und keine abgetrennten Leptomstränge. *Burbridgea* und *Siamanthus* unterscheiden sich aber von *Alpinia* durch die nahezu ausschließlich kleinzelligen Leptomstränge und die zahlreichen mehr oder weniger quadratischen Endodermiszellen. Aufgrund der Ausgestaltung des Sklerenchymrings und der Verholzung des Markparenchyms können *Siamanthus* und *Burbridgea* auseinander gehalten werden. Zwei weitere Species von *Alpinia* können aufgrund ihrer hohen Anzahl an Xylem- und Phloempolen von den restlichen Gattungen abgetrennt werden. Es fällt auf, dass die Gattung *Alpinia* relativ heterogen ist bezüglich ihrer wurzelanatomischen Merkmale. Trotzdem gelingt es aber durchaus die einzelnen Vertreter als Species von *Alpinia* zu bestimmen.

Die beiden Arten von *Aframomum* lassen sich aufgrund des komplett verholzten Markgewebes von *A. sceptrum* bzw. der zumindest stellenweise deutlich einschichtigen Exodermis von *A. daniellii* gut voneinander und von den Hedychieae bzw. Zingibereae unterscheiden. Es finden sich jedoch keine verbindenden wurzelanatomischen Merkmale, die

kennzeichnend für die Gattung sind und nicht auch bei anderen Taxa innerhalb der Zingiberaceae vorkommen.

Bei der Betrachtung der verbleibenden Gattungen der Hedychieae bzw. Zingibereae fällt auf, dass sich zwei Gruppen bilden lassen, nämlich solche deren Leptomstränge nur kleine oder höchstens wenige leicht vergrößerte Zellen aufweisen und solche, deren Leptomstränge sowohl kleine als auch viele große Zellen aufweisen. Innerhalb der ersten Gruppe besitzen nur *Cautleya* und *Roscoea* Endodermen mit verstärkten äußeren Tangentialwänden, wobei *Cautleya* im ausdifferenzierten Zustand eine U-Endodermis ausbildet, während bei *Roscoea* nur primäre und sekundäre Endodermen vorkommen.

Die Gattungen *Curcuma*, *Distichochlamys* und *Kaempferia* lassen sich wurzelanatomisch schlecht definieren und trennen, denn die Merkmale der Leptome sind bei *Curcuma* und *Kaempferia* fließend, nicht nur was die Zellgröße angeht, sondern auch inwieweit sich die Leptomstränge radial ausdehnen. *Curcuma roscoeana* lässt sich aber aufgrund seiner verholzten Exodermis und der Lakunen im Cortex leicht von den übrigen Arten unterscheiden. Bei *Curcuma longa* und *Kaempferia rotunda* fallen die blasenförmig aufgetriebenen Cortexzellen auf. Eine Trennung der beiden Arten ist aufgrund der Wurzelanatomie nicht möglich. *Distichochlamys orlowii* lässt sich von *Kaempferia galanga* nur durch die leicht verstärkten Zellwände der Exodermis absondern.

Innerhalb der zweiten Gruppe, die sowohl kleine als auch große Zellen in ihren Leptomen aufweisen, kann die Hälfte der Species von *Hedychium* aufgrund der abgetrennten Leptomstränge als *Hedychium* angesprochen werden. Unter ihnen zeichnet sich *H. gardnerianum* durch sein abnormes Xylem aus. Die Arten von *Hedychium* ohne abgetrennte Leptomstränge lassen sich anhand der Wurzelanatomie nicht von den Vertretern von *Zingiber* trennen.

### **Costaceae**

Bei den Costaceae fällt auf, dass sich *Monocostus* und *Dimerocostus* relativ leicht von den restlichen Vertretern der Familie aufgrund der Lakunen im Cortex und des vollständig verholzten Markgewebes und auch gegeneinander durch die Unterschiede im Phloem abgrenzen lassen.

Die beiden Species von *Tapeinochilos* hingegen zeigen kaum Gemeinsamkeiten, die als gattungstypisch anzusehen wären. *T. spectabilis* weist ein regelmäßiges Periderm, einen Sklerenchymring und Lakunen im äußeren Cortex auf, während *T. ananassae* alle diese Merkmale fehlen.

*Costus longibracteolatus* ist problemlos anhand seiner u-förmig verstärkten Zellen um das unverholzte Markparenchym zu identifizieren. Von den Arten die keine Lakunen aber einen Sklerenchymring im äußeren Cortex aufweisen, lassen sich *C. letestui*, *C. englerianus* und *C. megalobracteata* anhand ihrer wurzelanatomischen Besonderheiten die Exodermis, das Xylem bzw. die Korkbildung betreffend leicht erkennen. Bei *C. letestui* muss beachtet werden, dass es sich um eine epiphytisch wachsende Pflanze handelt. Die Wurzeln zeigen möglicherweise aufgrund dessen ihren unter den Costaceae einmaligen Bau.

## Marantaceae

Innerhalb der Marantaceae lassen sich die Gattungen *Hypselodelphys*, *Sarcophrynium* und *Thaumatococcus* anhand ihrer zahlreichen abgetrennten Leptomstränge leicht von den übrigen Gattungen unterscheiden. Diese abgetrennten Leptomstränge verbinden einerseits die drei Taxa miteinander, weisen aber andererseits Besonderheiten auf, wie beispielsweise Anzahl, Form und Größe der Siebröhren, die es ermöglichen jede Gattung für sich zu erkennen.

Die drei Gattungen *Thalia*, *Halopegia* und *Pleiostachya* besitzen im Gegensatz zu den anderen Marantaceae eine deutlich einschichtige Exodermis, können aber aufgrund der sich stark unterscheidenden Endodermen gegeneinander abgegrenzt werden.

*Ataenidia* lässt sich durch die verstärkten Tangentialwände der Exodermis und die Tanninanreicherungen im Sklerenchymring von den restlichen Gattungen unterscheiden.

Auch die Gattung *Maranta* lässt sich anhand der Wurzelquerschnitte erkennen. Bei *Maranta leuconeura* fehlt der für die Gattung typische kleinzellige und gewöhnlich geschlossene Sklerenchymring im äußeren Cortex, bei *Maranta arundinacea* ist er nicht geschlossen, und die verholzten Zellen sind kaum kleiner als die Exodermis- bzw. unverholzten Cortexzellen.

Die Gattungen *Ctenanthe*, *Halopegia* und *Maranta* sind aufgrund der nur hier ausgebildeten O-Endodermen miteinander verbunden. Für die Bestimmung eignet sich dieses Merkmal aber nicht uneingeschränkt, da nicht bei allen Vertretern der Gattungen Tertiärendodermen entwickelt sind. Falls jedoch eine O-Endodermis vorliegt, lässt sich leicht auf eine der drei Gattungen schließen, denn *Halopegia* besitzt zusätzlich eine einschichtige Exodermis, während bei *Maranta* der Sklerenchymring nicht oder nicht familientypisch ausgebildet ist.

*Donax* und *Marantochloa* sind aufgrund der fehlenden Zellwandverstärkungen im inneren Cortex, der großen Lakunen im Rindenparenchym und der U-Endodermis von allen anderen Marantaceae zu unterscheiden. Die beiden Taxa lassen sich anhand der Wurzelquerschnitte jedoch nicht voneinander trennen.

Wenige Species von *Calathea* können durch die o-förmigen Zellwandverstärkungen im inneren Cortex charakterisiert werden. Dieses Merkmal kommt auch bei *Ataenidia* vor, jedoch in Verbindung mit den ungleichmäßig verdickten Zellwänden der Exodermis, die bei *Calathea* ohne oder mit gleichmäßigen Zellwandverstärkungen versehen sind.

Die verbleibenden Arten von *Calathea* teilen mit *Ischnosiphon* das Merkmal der U-Endodermis, während die Arten von *Ctenanthe* ohne O-Endodermis mit *Stromanthe* das Fehlen einer tertiären Endodermis gemeinsam haben. Eine weitere Aufspaltung dieser Gattungen ist anhand der wurzelanatomischen Daten nicht möglich.

## Cannaceae

*Canna flaccida* kann durch ihre oligoarchen Wurzeln und die starke Auflösung des Rindengewebes bis auf speichenartige Gewebereste zwischen den Lakunen leicht von den restlichen Cannaceae mit polyarchen Wurzeln und breiteren Gewebestreifen zwischen den Lakunen abgegrenzt werden.

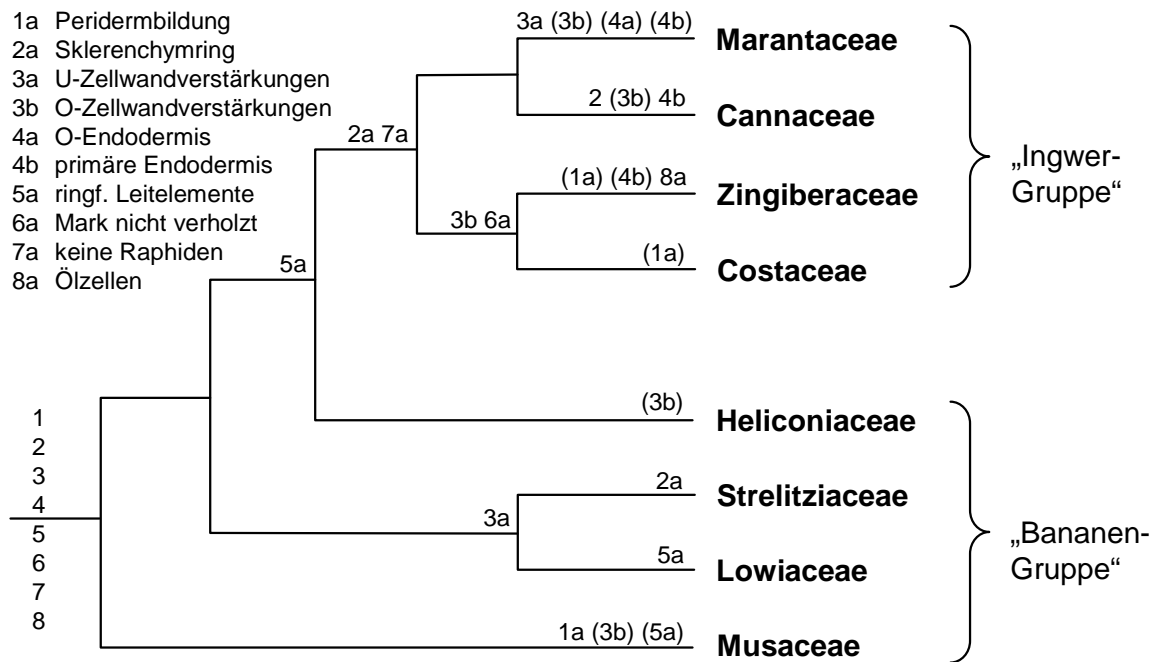
## 5.2 Phylogenetische Beziehungen zwischen den acht Familien

Sowohl bei der phylogenetischen Betrachtung der Ordnung als auch bei den einzelnen Familien sind die wurzelanatomischen Merkmale jeweils in der Reihenfolge aufgeführt, wie sie in den Wurzelquerschnitten von außen nach innen vorkommen. Die ursprünglicheren Merkmale der Zingiberales bzw. häufigeren Merkmale der einzelnen Familien sind aus Platzgründen in den Kladogrammen untereinander aufgelistet.

Die phylogenetische Analyse der Zingiberales (siehe: Abbildung 7) basiert auf den kombinierten molekularen und morphologischen Untersuchungen von KRESS et al. (2001) (siehe: 1.6.1). Der Übersichtlichkeit halber wurde das Kladogramm auf die acht Familien reduziert. Sieben Merkmale verschiedener Ausprägung wurden in die Analyse mit einbezogen und auf das Kladogramm übertragen, wobei die Merkmale 1 – 7 jeweils die vermutlich ursprünglicheren darstellen und a bzw. b abgeleitete Merkmale sind. Selten auftretende Merkmalsausprägungen wurden in Klammern gesetzt.

- 1 keine Peridermbildung
- 1a Peridermbildung
- 2 kein Sklerenchymring im äußeren Cortex
- 2a Sklerenchymring im äußeren Cortex
- 3 keine Zellwandverstärkungen im inneren Cortex
- 3a u-förmige Zellwandverstärkungen im inneren Cortex
- 3b o-förmige Zellwandverstärkungen im inneren Cortex
- 4 U-Endodermis
- 4a O-Endodermis
- 4b primäre Endodermis
- 5 zerstreute Anordnung der Leitelemente
- 5a ringförmige Anordnung der Leitelemente
- 6 Markgewebe vollständig verholzt
- 6a Markgewebe nicht vollständig verholzt
- 7 Raphiden
- 7a keine Raphiden
- 8 keine Ölzellen
- 8a Ölzellen





**Abbildung 7: Verteilung der wurzelanatomischen Merkmale im Kladogramm der Zingiberales (verändert nach KRESS et al. 2001). Ursprüngliche Merkmale: 1 = keine Peridermbildung, 2 = kein Sklerenchymring im äußeren Cortex, 3 = keine Zellwandverstärkungen im inneren Cortex, 4 = U-Endodermis, 5 = zerstreute Anordnung der Leitelemente, 6 = Markgewebe vollständig verholzt, 7 = Raphiden, 8 = keine Ölzellen**

Bei den Zingiberales findet bei den meisten Familien typischerweise keine regelmäßige Peridermbildung statt. Nur bei der überwiegenden Mehrheit der Musaceae, der Tribus der Globbeae innerhalb der Zingiberaceae und sehr vereinzelt bei den Costaceae wird ein Periderm (1a) ausgebildet. Das eher sporadische Auftreten eines regelmäßigen Periderms scheint auf einer Homoplasie zu beruhen.

Der Sklerenchymring im äußeren Cortex (2a) tritt innerhalb der vier basalen Familien nur bei zwei Vertretern der Strelitziaceae auf, während er innerhalb der abgeleiteten vier Familien bei etwa einem Drittel der Arten der Zingiberaceae, zwei Dritteln der Arten der Costaceae und fast allen Marantaceae zu finden ist. Bei den anderen drei Familien der „Bananen-Gruppe“ sowie den Cannaceae fehlt der Sklerenchymring völlig. Entweder ist der Sklerenchymring im äußeren Cortex eine Synapomorphie der „Ingwer-Gruppe“, die sich sekundär bei einigen Gattungen der Zingiberaceae, Costaceae und den Cannaceae wieder verloren hat, oder er ist eine Homoplasie, die sich parallel in den drei Familien entwickelt hat. Der Sklerenchymring, der bei einem Teil der Strelitziaceae vorkommt, stellt aller Wahrscheinlichkeit nach eine Homoplasie dar.

Innerhalb der „Bananen-Gruppe“ und der Cannaceae treten Zellwandverstärkungen nur gelegentlich auf, d.h. fehlende Zellwandverstärkungen im inneren Cortex ist die häufigste Merkmalsausprägung in diesen Familien. Da dieses Merkmal besonders bei den basalen Familien verbreitet ist, handelt es sich vermutlich um den ursprünglichen Zustand des inneren Cortexgewebes.

U-förmige Zellwandverstärkungen im inneren Cortex (3a) haben sich nur innerhalb der Strelitziaceae bei *Phenakospermum*, bei den Lowiaceae und der überwiegenden Mehrheit der Marantaceae entwickelt. Vermutlich stellt dieses Merkmal eine Synapomorphie der

Strelitziaceae und Lowiaceae dar, die charakteristisch für den Clade der beiden Familien und wiederum sekundär bei einem Teil der Gattungen bzw. Species verloren gegangen ist. Bei den u-förmigen Zellwandverstärkungen der Marantaceae handelt es sich wahrscheinlich um eine Homoplasie, die sich parallel zu den anderen beiden Familien entwickelt hat.

O-förmige Zellwandverstärkungen im inneren Cortex (3b) finden sich bei jeweils einem Vertreter der Musaceae und Cannaceae, zwei Vertretern der Heliconiaceae, wenigen Marantaceae, knapp der Hälfte der Arten der Zingiberaceae und allen Costaceae. Entweder handelt es sich bei diesem Merkmal um eine Synapomorphie der Zingiberaceae und Costaceae, die bei einem relativ großen Teil der Arten der Zingiberaceae sekundär wieder verloren gegangen ist, oder um eine Homoplasie, die sich parallel in den Zingiberaceae und Costaceae entwickelt hat. Da o-förmige Zellwandverstärkungen im inneren Cortex innerhalb der anderen Familien nur sporadisch auftreten, kann hierbei vermutlich von einer Homoplasie ausgegangen werden.

Die U-Endodermis ist charakteristisch für die überwiegende Mehrheit der Zingiberales. Innerhalb der „Bananen-Gruppe“ und der Costaceae finden sich keine anderen Endodermen. Bei den Zingiberaceae und Marantaceae stellt die U-Endodermis die weitaus häufigste Form dar. Bei den Cannaceae kommt sie ebenfalls öfter vor.

Die O-Endodermis (4a) findet sich ausschließlich innerhalb des *Maranta*-Clades der Marantaceae. Sie ist vermutlich eine Synapomorphie dieses Clades, die sich bei einem Teil der Arten sekundär wieder verloren hat (siehe: 5.3.7).

Primäre Endodermen (4b) kommen innerhalb der Marantaceae bei fünf der 14 Gattungen typischerweise und bei drei gelegentlich vor, während sie innerhalb der Zingiberaceae bei drei der 18 Gattungen vorherrschen. Bei den Cannaceae finden sich primäre Endodermen bei mehr als der Hälfte der Species. Es handelt sich wahrscheinlich in den meisten Fällen um eine Reduktion der U-Endodermis und innerhalb des *Maranta*-Clades um eine reduzierte O-Endodermis.

Die zerstreute Anordnung der Leitelemente im Zentralzylinder kommt nur bei den Strelitziaceae und Musaceae vor. Die Lowiaceae, Heliconiaceae und die Familien der „Ingwer-Gruppe“ sind durch eine ringförmige Anordnung der Leitelemente (5a) charakterisiert. Die aber gelegentlich auftretende ringförmige Tracheenanordnung bei manchen Musaceae verbindet diese mit den Lowiaceae, Heliconiaceae und der „Ingwer-Gruppe“. Die Musaceae stellen in diesem Merkmal gewissermaßen ein Verbindungsglied zwischen den Strelitziaceae und den stärker abgeleiteten Familien dar, sodass folglich die Strelitziaceae mit ihren ausnahmslos zerstreut angeordneten Leitelementen dem gemeinsamen Vorfahren der Zingiberales am nächsten kämen. Dies deckt sich mit den Untersuchungen von TOMLINSON (1962) und widerspricht den Studien von KRESS et al. (2001). Hinzu kommt, dass sich die Strelitziaceae und Lowiaceae, die innerhalb der paraphyletischen „Bananen-Gruppe“ nach KRESS et al. (2001) eine monophyletische Einheit bilden, in diesem Merkmal unterscheiden.

Bei den meisten Vertretern der Familien der „Bananen-Gruppe“ sowie den Marantaceae und Cannaceae verholzt das Markgewebe des Zentralzylinders für gewöhnlich vollständig. Bei den Zingiberaceae verbleibt in der Regel ein unverholztes Mark (6a), sodass lediglich ein Sklerenchymring ausgebildet wird. Bei etwa Dreiviertel der Costaceae tritt ebenfalls eine ringförmige Verholzung mit unverholztem Markgewebe auf, während für etwa ein Viertel der Arten ein vollständig verholztes Markgewebe typisch ist. Das nicht vollständig verholzte

Markgewebe der Zingiberaceae und Costaceae scheint eine Synapomorphie der beiden Familien zu sein, die sich vermutlich sekundär bei ein paar Species der Costaceae wieder verloren hat.

Raphiden finden sich nur in den Familien der paraphyletischen „Bananen-Gruppe“ und fehlen in der monophyletischen „Ingwer-Gruppe“ (7a). Entweder haben sich die Raphiden parallel in den vier basalen Familien der Zingiberales entwickelt, oder, was wahrscheinlicher ist, die Stammform der abgeleiteten vier Familien hat das Merkmal „Raphiden“ sekundär verloren.

Ölzellen im Cortex (8a) kommen nur bei den Zingiberaceae vor und sind eine Autapomorphie der Familie.

## 5.3 Phylogenie der einzelnen Familien

Im Folgenden werden die wurzelanatomischen Ergebnisse mit aktuellen molekularen Phylogenien, soweit vorhanden, verglichen, um zu sehen, welche Merkmale für Verwandtschaft kennzeichnend sind, und wo sich Eigenschaften parallel entwickelt haben. Die gezogenen Schlussfolgerungen gelten natürlich nur unter der Berücksichtigung, dass in einigen Fällen nicht alle Gattungen der einzelnen Familien und auch nur eine begrenzte Auswahl an Arten der behandelten Gattungen in die Untersuchungen eingegangen sind.

Die Merkmale 1 bis maximal 8 sind jeweils typisch für die entsprechende Familie, a und gelegentlich b sind seltenere Merkmalsausprägungen. Der Übersichtlichkeit halber werden in die Auflistungen nur die Abweichungen von der Norm übernommen, sodass sofort ersichtlich ist, bei welchen Arten bzw. Gattungen eine besondere Merkmalsentwicklung vorliegt. Merkmale, die bei allen Vertretern einer Familie vorkommen, sind nur im Kladogramm der Zingiberales im Kapitel 5.2 „Phylogenetische Beziehungen zwischen den acht Familien“ aufgeführt.

In den Kladogrammen sind wurzelanatomisch untersuchte Taxa fett und größer dargestellt als solche, von denen keine Daten vorliegen.

### 5.3.1 Musaceae

Der phylogenetischen Analyse der Musaceae liegen die molekularen Untersuchungen von WONG et al. (2002) (siehe: 1.6.1.1) zugrunde. In die Auflistung der Arten werden nur diejenigen Species von WONG et al. (2002) übernommen, die in der vorliegenden Arbeit untersucht worden sind. Ferner ist die Aufstellung um *Musella* und diejenigen Arten von *Musa* ergänzt worden, von denen wurzelanatomische Ergebnisse vorliegen. Die Merkmale 1 – 5 kommen gewöhnlich bei den Musaceae vor, a ist jeweils eine besondere Merkmalsausprägung. Folgende Merkmale werden betrachtet:

- 1 Peridermbildung
- 1a keine Peridermbildung
- 2 Lakunen im Cortex
- 2a keine Lakunen im Cortex
- 3 keine Zellwandverstärkungen im inneren Cortex
- 3a o-förmige Zellwandverstärkungen im inneren Cortex
- 4 ausschließlich zerstreute Anordnung der Leitelemente
- 4a neben zerstreuter auch ringförmige Anordnung der Leitelemente

- 5 Markgewebe vollständig verholzt  
 5a Markgewebe nicht vollständig verholzt

Werden die abweichenden Merkmale auf die Species der Gattung *Musella* und der beiden Sektionen von *Musa* übertragen, so ergibt sich folgende Verteilung:

|   |                       |    |    |       |
|---|-----------------------|----|----|-------|
| <b><i>Musella</i>:</b>                                  | <i>M. lasiocarpa</i>  | 2a |    |       |
| <b><i>Musa</i> sect. <i>Musa-Rhodochlamys</i>:</b>      | <i>M. acuminata</i>   | 1a | 4a | 5a    |
|   | <i>M. basjoo</i>      | 2a |    |       |
|   | <i>M. paradisiaca</i> | 2a | 3a | 4a 5a |
|   | <i>M. rosacea</i>     | 1a |    | 5a    |
|   | <i>M. velutina</i>    |    | 4a |       |
| <b><i>Musa</i> sect. <i>Callimusa-Australimusa</i>:</b> | <i>M. coccinea</i>    | 1a |    |       |
|   | <i>M. textilis</i>    | 2a | 4a |       |
|   | <i>M. uranoscopus</i> | 1a |    |       |

Ein Periderm ist relativ häufig innerhalb der Musaceae zu finden. Die Peridermbildung unterbleibt (1a) bei jeweils zwei Species beider Sektionen von *Musa*. Vermutlich ist das Periderm ein synapomorphes Merkmal innerhalb der Familie, das sich sekundär und unabhängig voneinander bei wenigen Arten wieder verloren hat.

Lakunen im Cortex kommen in fünf der neun untersuchten Species vor. Sie fehlen (2a) bei *Musella*, bei *M. basjoo*, *M. paradisiaca* (*Musa-Rhodochlamys*) und *M. textilis* (*Callimusa-Australimusa*). Lakunen im Cortex sind vermutlich eine Synapomorphie der Gattung *Musa*, die sekundär bei wenigen Species verloren gegangen ist.

Bei den Musaceae gibt es in der Regel keine Zellen mit verdickten Wänden im inneren Cortex. O-förmige Zellwandverstärkungen (3a) finden sich nur bei *M. paradisiaca* und sind wahrscheinlich eine Autapomorphie der Species.

Die Anordnung der Leitelemente im Zentralzylinder ist bei den Musaceae für gewöhnlich zerstreut. In beiden Sektionen von *Musa* kommen jedoch Arten vor, bei denen neben der zerstreuten in manchen Wurzeln auch eine ringförmige Anordnung der Leitelemente (4a) vorliegt. Inwieweit sich diese Merkmalsausprägung mehrmals unabhängig voneinander entwickelt oder verloren hat, bleibt offen. Möglicherweise kann sie bei allen Species gefunden werden, wenn nur genügend Material untersucht wird.

Das Markgewebe der Musaceae ist für gewöhnlich vollständig verholzt. Nur bei drei der fünf Species der Sektion *Musa-Rhodochlamys* ist das Markgewebe nicht vollständig verholzt (5a). Vermutlich handelt es sich hierbei um eine Synapomorphie der Sektion, die sich sekundär bei zwei Arten wieder verloren hat.

Werden nun *Musa* und *Musella* verglichen, so fällt auf, dass sich *Musella* sehr schön in *Musa* einfügt, da sie sich in den betrachteten wurzelanatomischen Merkmalen nicht von *M. basjoo* unterscheidet. Als einzigen Hinweis auf die getrennte Entwicklung der beiden Sektionen von *Musa* ist das nicht vollständig verholzte Markgewebe (5a) zu werten, das nur in einer Sektion auftritt, wobei natürlich offen bleibt, ob es sich hierbei nicht um eine Homoplasie handelt.

Bei der Betrachtung der Ergebnisse ist festzustellen, dass keine eindeutigen Korrelationen zwischen den wurzelanatomischen Merkmalen und der phylogenetischen Einteilung der Musaceae bestehen.

### 5.3.2 Strelitziaceae

Über die Phylogenie der Strelitziaceae liegt keine aktuelle molekulare Arbeit vor, daher werden die wurzelanatomischen Ergebnisse mit den anatomischen und morphologischen Untersuchungen von LANE (1955) und TOMLINSON (1960) (siehe: 1.6.1.2) verglichen. Die Merkmale 1 – 4 sind typisch für die Strelitziaceae, a charakterisiert jeweils eine seltenere Merkmalsausprägung. Folgende wurzelanatomische Merkmale werden in die Analyse miteinbezogen:

- 1 Sklerenchymring im Cortex
- 1a kein Sklerenchymring im äußeren Cortex
- 2 keine Lakunen im äußeren Cortex
- 2a Lakunen im Cortex
- 3 keine Zellwandverstärkungen im inneren Cortex
- 3a u-förmige Zellwandverstärkungen im inneren Cortex
- 4 Markgewebe vollständig verholzt
- 4a Markgewebe nicht vollständig verholzt

Werden die besonderen Merkmale auf die untersuchten Species der Strelitziaceae aufgetragen, so ergibt sich folgendes Bild:

|                                  |    |    |    |
|----------------------------------|----|----|----|
| <i>Phenakospermum guyanense</i>  |    |    | 3a |
| <i>Ravenala madagascariensis</i> | 1a | 2a | 4a |
| <i>Strelitzia nicolai</i>        |    |    |    |
| <i>Strelitzia reginae</i>        | 1a |    |    |

Der Sklerenchymring im äußeren Cortex findet sich bei *Phenakospermum* und *Strelitzia nicolai*, während er bei *Ravenala* und *St. reginae* fehlt (1a). Entweder ist der Sklerenchymring eine Synapomorphie von *Phenakospermum* und *Strelitzia*, die sich sekundär bei *St. reginae* wieder verloren hat, oder der Sklerenchymring hat sich unabhängig voneinander als Homoplasie der beiden Arten entwickelt.

In der Regel besitzen die Strelitziaceae keine Lakunen im Cortex und keine Zellwandverstärkungen im inneren Cortex. Lakunen (2a) kommen nur bei *Ravenala* und u-förmige Zellwandverstärkungen (3a) lediglich bei *Phenakospermum* vor. Beides sind möglicherweise Autapomorphien der jeweiligen Species.

Ein vollständig verholztes Markgewebe findet sich bei *Phenakospermum* und beiden Arten von *Strelitzia*. Das Markgewebe von *Ravenala* hingegen ist nicht vollständig verholzt (4a). Möglicherweise handelt es sich um eine Synapomorphie von *Phenakospermum* und *Strelitzia*, oder um eine Autapomorphie von *Ravenala*.

LANE (1955) und TOMLINSON (1960) postulieren, dass *Phenakospermum* und *Strelitzia* aufgrund anatomischer und morphologischer Merkmale näher miteinander verwandt seien als jede der beiden Gattungen mit *Ravenala*. Werden der Sklerenchymring im äußeren Cortex

und das vollständig verholzte Markgewebe als Synapomorphien von *Phenakospermum* und *Strelitzia* gewertet, dann stützen die wurzelanatomischen Ergebnisse diese Aussagen.

### 5.3.3 Lowiaceae

Die phylogenetische Analyse der Lowiaceae basiert auf der molekularen Klassifikation von JOHANSEN (2005) (siehe: 1.6.1.3). Das Kladogramm besteht aus zwei Clades, die jeweils eine monophyletische Gruppe repräsentieren. Der erste Clade umfasst alle auf Borneo vorkommenden Arten, darunter *O. borneensis*. Im zweiten Clade befinden sich alle Arten, die in S-China und auf der malaiischen Halbinsel beheimatet sind, darunter *O. fimbriata* und *O. maxillarioides*. Die Merkmale 1 – 3 treten häufiger auf innerhalb der Lowiaceae, a kennzeichnet jeweils die seltenere Merkmalsausprägung. Folgende wurzelanatomische Merkmale wurden geprüft:

- 1 Exodermis ohne Zellwandverstärkungen
- 1a Exodermis mit Zellwandverstärkungen
- 2 u-förmige Zellwandverstärkungen im inneren Cortex
- 2a keine Zellwandverstärkungen im inneren Cortex
- 3 keine abgetrennten Leptomstränge
- 3a abgetrennte Leptomstränge

Werden die selteneren Merkmale auf die Arten der Lowiaceae aufgetragen, so ergibt sich folgende Verteilung:

|                  |                                   |    |    |
|------------------|-----------------------------------|----|----|
| <b>Clade I:</b>  | <i>Orchidantha borneensis</i>     | 2a |    |
| <b>Clade II:</b> | <i>Orchidantha fimbriata</i>      | 1a | 3a |
|                  | <i>Orchidantha maxillarioides</i> |    |    |

Bei den Lowiaceae finden sich für gewöhnlich keine verstärkten Zellwände in der Exodermis. Eine Exodermis mit Zellwandverstärkungen (1a) kommt nur bei *O. fimbriata* vor. Dies spricht für eine Autapomorphie der Species.

U-förmige Zellwandverstärkungen im inneren Cortex finden sich bei *O. fimbriata* in großer Zahl und vereinzelt auch bei *O. maxillarioides*, bei *O. borneensis* fehlen sie (2a). Entweder handelt es sich um eine Synapomorphie des zweiten Clades oder um ein familientypisches Merkmal, das sekundär bei *O. borneensis* verloren gegangen ist.

In der Regel gibt es keine abgetrennten Leptomstränge bei *Orchidantha*. Diese (3a) finden sich wiederum ausschließlich bei *O. fimbriata*, was vermutlich auf einer Autapomorphie beruht.

Die beiden Arten des zweiten Clades sind durch die Zellwandverstärkungen des inneren Cortex verbunden. In diesem Punkt deckt sich die Wurzelanatomie mit den Untersuchungen von JOHANSEN (2005).



### 5.3.4 Heliconiaceae

Die Ergebnisse der molekularen Untersuchung über die phylogenetischen Zusammenhänge innerhalb der Heliconiaceae von SPECHT et al. sind meines Wissens nach noch nicht veröffentlicht worden (siehe: 1.6.1.4). Daher bleibt nur der Vergleich der wurzelanatomischen Merkmale mit der Einteilung der Heliconiaceae von ANDERSSON (1998) in fünf Subgenera, wobei nur Daten von Vertretern aus vier Subgenera vorliegen. Die Merkmale 1 – 3 sind in den Heliconiaceae vorherrschend, a kennzeichnet jeweils eine seltenere Merkmalsausprägung. Folgende wurzelanatomischen Merkmale wurden für den Vergleich herangezogen:

- 1     Lakunen im Cortex
- 1a    keine Lakunen im Cortex
- 2     keine Zellwandverstärkungen im inneren Cortex
- 2a    o-förmige Zellwandverstärkungen im inneren Cortex
- 3     häufig zahlreiche abgetrennte Leptomstränge
- 3a    keine bis selten einzelne abgetrennte Leptomstränge

Werden die abweichenden Merkmale auf die Species einzelnen Subgenera der Heliconiaceae aufgetragen, so ergibt sich folgendes Bild:

|  |                       |    |
|--|-----------------------|----|
| <b>Heliconia:</b>                      | <i>H. bihai</i>       |    |
|  | <i>H. episcopalis</i> | 3a |
|  | <i>H. latispatha</i>  | 2a |
|  | <i>H. stricta</i>     |    |
|  | <i>H. wagneriana</i>  | 3a |
| <b>Stenochlamys:</b>                   | <i>H. hirsuta</i>     | 3a |
|  | <i>H. metallica</i>   |    |
|  | <i>H. psittacorum</i> | 3a |
| <b>Griggsia:</b>                       | <i>H. mariae</i>      | 1a |
|  | <i>H. pendula</i>     | 3a |
|  | <i>H. rostrata</i>    | 2a |
| <b>Heliconiopsis:</b> <i>H. indica</i> |                       |    |

Lakunen im Cortex sind ein typisches Merkmal der Heliconiaceae, das in fast allen untersuchten Vertretern der Gattung wenigstens in einem Teil der Wurzeln auftritt. Nur bei *H. mariae* konnten keine Lakunen im Cortex (1a) gefunden werden. Möglicherweise handelt es sich um eine Autapomorphie dieser Species.

Die Heliconiaceae besitzen in der Regel keine Zellen mit verdickten Wänden im inneren Cortex. O-förmige Zellwandverstärkungen (2a) finden sich nur bei *H. latispatha* und *H. rostrata*, wobei erstere dem Subgenus *Heliconia* und letztere dem Subgenus *Griggsia* angehört. Vermutlich handelt es sich hierbei um eine Homoplasie.

Werden die Species betrachtet, bei denen mehrere abgetrennte Leptomstränge häufig vorkommen, so fällt auf, dass sich diese Arten auf alle Subgenera verteilen. Keine oder gelegentlich einzelne abgetrennte Leptomstränge (3a) kommen in den Subgenera *Heliconia*, *Stenochlamys* und *Griggsia* vor. Die Verteilung ist relativ ausgeglichen und lässt keine phylogenetischen Rückschlüsse zu.

Bei den Heliconiaceae können keine Relationen hergestellt werden zwischen dem Auftreten eines oder mehrerer wurzelanatomischer Merkmale bei einzelnen Species und der Zugehörigkeit dieser zu einer bestimmten Untergattung. Ob der Vergleich mit einer molekularen Analyse ein anderes Bild böte, bleibt einstweilen offen.

### 5.3.5 Zingiberaceae

Die phylogenetische Analyse der Zingiberaceae (siehe: Abbildung 8) stützt sich auf das Kladogramm von KRESS, PRINCE & WILLIAMS (2002) (siehe: 1.6.2.1). Die Merkmale 1 - 7 sind typisch für die Zingiberaceae, a und b stellen jeweils besondere Merkmalsausprägungen dar. Merkmale, die höchstens bei der Hälfte der untersuchten Species vorkommen, sind in Klammern gesetzt. Folgende Merkmale gehen in die Analyse ein und werden auf das Kladogramm übertragen:

- 1    mehrschichtige Exodermis
- 1a   ein- bis mehrschichtige Exodermis
- 1b   einschichtige Exodermis
- 2    keine Peridermbildung
- 2a   Peridermbildung
- 3    kein Sklerenchymring im äußeren Cortex
- 3a   Sklerenchymring im äußeren Cortex
- 4    keine Lakunen im Cortex
- 4a   Lakunen im Cortex
- 5    keine Zellwandverstärkungen im inneren Cortex
- 5a   o-förmige Zellwandverstärkungen im inneren Cortex
- 6    tertiäre U-Endodermis
- 6a   primäre Endodermis
- 7    keine oder selten einzelne abgetrennten Leptomstränge
- 7a   häufig mehrere abgetrennte Leptomstränge
- 7b   viele abgetrennte Leptomstränge, die sich um Tracheen gruppieren

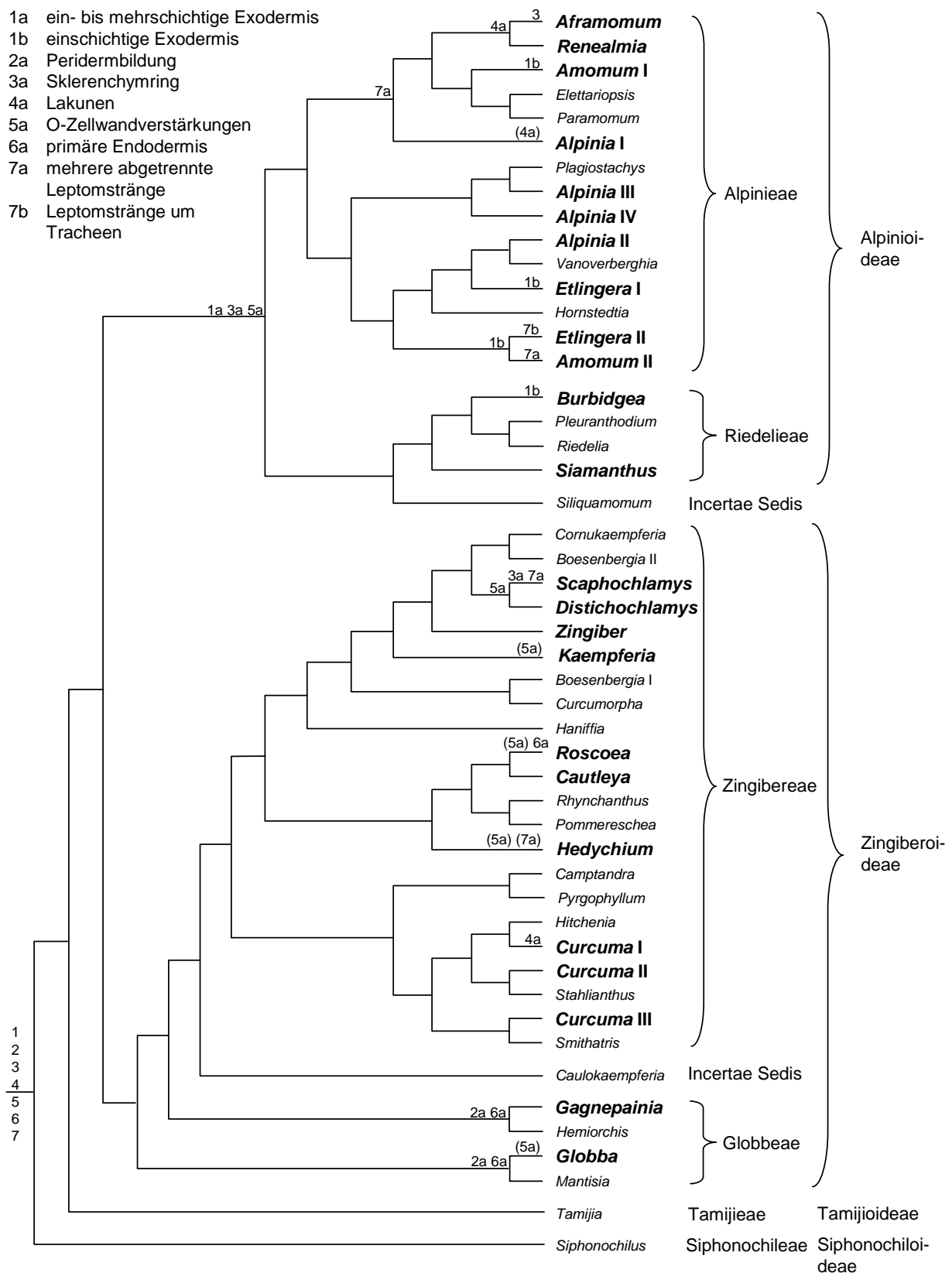


Abbildung 8: Verteilung der wurzelanatomischen Merkmale im Kladogramm der Zingiberaceae (verändert nach KRESS, PRINCE & WILLIAMS 2002). Typische Merkmale der Zingiberaceae: 1 = mehrschichtige Exodermis, 2 = keine Peridermbildung, 3 = kein Sklerenchymring im äußeren Cortex, 4 = keine Lakunen im Cortex, 5 = keine Zellwandverstärkungen im inneren Cortex, 6 = tertiäre U-Endodermis, 7 = keine oder selten einzelne abgetrennte Leptomstränge

Innerhalb der Zingiberaceae ist in der Regel eine mehrschichtige Exodermis ausgebildet. In der Unterfamilie der Alpinioideae findet sich sehr häufig (*Aframomum*, *Alpinia*, *Renealmia* und *Siamanthus*) eine ein- bis mehrschichtige (1a) und bei drei Species (*Amomum*, *Etlingera* und *Burbridgea*) eine deutlich einschichtige Exodermis (1b). Die Tendenz zur Einschichtigkeit ist vermutlich eine Synapomorphie innerhalb der Alpinioideae, die sich nur bei wenigen Arten (zwei Species von *Alpinia* und *Elettaria cardamomum*) sekundär wieder verloren hat.

Gewöhnlich wird bei den Zingiberaceae kein Periderm angelegt. In der Tribus der Globbeae wird zwar nicht bei allen untersuchten Wurzeln von *Globba* und *Gagnepainia* ein regelmäßiges Periderm (2a) ausgebildet, aber doch bei der überwiegenden Mehrheit. Möglicherweise waren manchen Wurzeln noch zu jung, sodass die Peridermbildung noch nicht eingesetzt hatte. Ansonsten ist in der Familie kaum Korkbildung auszumachen, und wenn dann nur gelegentlich als Wundkork. Die regelmäßige Peridermbildung ist wahrscheinlich entweder eine Synapomorphie der Unterfamilie der Zingiberoideae, die sich bei der Stammform der Zingibereae sekundär wieder verloren hat, sodass das Merkmal nur noch bei den Globbeae auszumachen ist, oder sie ist eine Homoplasie von *Globba* und *Gagnepainia*.

Bei der Mehrheit der Vertreter der Zingiberaceae wird im äußeren Cortex kein Sklerenchymring ausgebildet. In den Alpinioideae kommt der Sklerenchymring (3a) bei fast allen Species vor, abgesehen von *Aframomum* und zwei Arten von *Alpinia*. Des Weiteren findet sich ein Sklerenchymring bei *Scaphochlamys* als einziger Gattung der Zingiberoideae. Vermutlich ist der Sklerenchymring eine Synapomorphie der Alpinioideae, die sekundär bei wenigen Species wieder verloren gegangen ist. Bei *Scaphochlamys* handelt es sich wahrscheinlich um eine Homoplasie, die sich parallel zum Sklerenchymring der Alpinioideae entwickelt hat.

Lakunen im Cortex (4a) sind die Ausnahme in den Zingiberaceae und kommen nur bei *Curcuma roscoeana* (Zingibereae), *Aframomum daniellii*, *Alpinia sanderae* und *Renealmia thyrsoides* (Alpinieae) vor. Da *Curcuma* und *Alpinia* im Kladogramm mehrfach auftreten, wurden beispielhaft die Clades *Curcuma* I bzw. *Alpinia* I gewählt, um zu zeigen, dass das Merkmal (4a) nicht bei allen Vertretern der Gattung vorkommt. *Curcuma roscoeana* ist in der detaillierten Analyse ein Vertreter des Clades *Curcuma* I. *Alpinia sanderae* dagegen findet sich nicht in den Untersuchungen von KRESS, PRINCE & WILLIAMS (2002). Aufgrund des seltenen Auftretens der Lakunen, kann wohl von einer Homoplasie ausgegangen werden, wobei bei *Renealmia* und *Aframomum*, die als Schwestertaxa im Kladogramm stehen, auch eine Synapomorphie mit sekundärem Verlust des Merkmals bei *Aframomum sceptrum* denkbar wäre.

Bei mehr als der Hälfte der untersuchten Zingiberaceae finden sich im inneren Cortex keine Zellen mit verdickten Wänden. O-förmige Zellwandverstärkungen (5a) kommen aber relativ häufig und zwar sowohl in den Alpinioideae als auch in den Zingiberoideae vor. In den Alpinioideae besitzen fast alle Species Zellwandverstärkungen im inneren Cortex abgesehen von drei Arten von *Alpinia* und *Elettaria cardamomum*. In den Zingiberoideae treten sie bei *Globba atrosanguinea* (Globbeae), *Distichochlamys orlowii*, *Hedychium greenii*, *Kaempferia galanga*, zwei Species von *Roscoea* und beiden Arten von *Scaphochlamys* (Zingibereae) auf. Bei den Alpinioideae handelt es sich vermutlich um eine Synapomorphie der Unterfamilie, die sich nur bei wenigen Species sekundär wieder verloren hat. Innerhalb der Zingibereae könnten sich die Zellwandverstärkungen bei den Gattungen *Distichochlamys* und *Scaphochlamys*, die im Kladogramm Schwestertaxa darstellen, ebenfalls synapomorph entwickelt haben. In der Gattung *Roscoea* ist die Hälfte der Arten betroffen, sodass schwer zu

sagen ist, ob sich um eine Synapomorphie oder Homoplasie handelt. Bei den restlichen Species liegt wahrscheinlich eine Homoplasie vor, da das Merkmal nur sehr vereinzelt auftritt.

Die tertiäre U-Endodermis ist typisch für die Zingiberaceae. Ausschließlich primäre Endodermen (6a) finden sich lediglich bei *Gagnepainia*, drei der vier Species von *Globba* (Globbeae) und allen Species von *Roscoea* (Zingibereae). Bei *Roscoea* kann wohl von einer Synapomorphie ausgegangen werden. Bei *Gagnepainia* und *Globba* liegt aller Voraussicht nach entweder ebenfalls eine Synapomorphie der Zingiberoideae vor, wobei sich dann das Merkmal bei der Stammform der Zingibereae und bei *G. atrosanguinea* vermutlich sekundär wieder verloren hat, oder es handelt sich um eine Homoplasie.

Meist gibt es bei den Zingiberaceae keine oder höchstens gelegentlich einzelne abgetrennte Leptomstränge. Mehrere abgetrennte Leptomstränge (7a) kommen nur in den Tribus der Alpinieae und Zingibereae vor. Sie finden sich in den Alpinieae bei *Aframomum daniellii*, zwei Species von *Alpinia*, *Amomum*, *Elettaria* und *Renealmia*. Das sind etwas mehr als die Hälfte der Arten. Bei den Zingibereae treten sie nur bei drei Species von *Hedychium* und beiden Arten von *Scaphochlamys* auf. Da das Merkmal innerhalb der Alpinieae sehr weit verbreitet ist, könnte es sich um eine Synapomorphie handeln, die sich nur bei *Aframomum sceptrum* und einigen Arten von *Alpinia* sekundär wieder verloren hat. Oder es ist eine Synapomorphie innerhalb des Clades von *Aframomum*, *Renealmia*, *Amomum* I und *Alpinia* I. Innerhalb der Zingibereae wäre auch bei *Scaphochlamys* eine Synapomorphie denkbar. Bei *Hedychium* ist die Hälfte der Species betroffen, sodass sowohl eine Synapomorphie als auch eine Homoplasie in Erwägung gezogen werden muss. Viele abgetrennte Leptomstränge, die sich um Tracheen herum gruppieren (7b), gibt es nur bei *Etlingera* (Alpinieae). Diese innerhalb der Ordnung einzigartige Gestaltung des Zentralzylinders ist sehr wahrscheinlich eine Autapomorphie von *Etlingera*.

LARSEN et al. (1998) stellt die Gattung *Zingiber* in eine eigene Tribus, während sie bei KRESS, PRINCE & WILLIAMS (2002) inmitten von LARSENS Tribus Hedychieae fällt. Die Ergebnisse der wurzelanatomischen Untersuchungen zeigen, dass sich ein Teil der Arten von *Hedychium* nicht von den beiden Vertretern von *Zingiber* unterscheiden lässt, und stützen so die Klassifikation von KRESS, PRINCE & WILLIAMS (2002), bei der alle ehemaligen *Hedychieae* zusammen mit *Zingiber* die Tribus der Zingibereae bilden.

### *Alpinia*

Im Kladogramm von KRESS, PRINCE & WILLIAMS (2002) stellt *Alpinia*, die größte der Gattungen der Zingiberaceae mit etwa 230 Arten, keine monophyletische Gruppe dar. Dies spiegelt sich auch in der Wurzelanatomie wider, denn von sieben untersuchten Merkmalen gibt es innerhalb von *Alpinia* bei fünf Merkmalen (1, 3, 4, 5 und 7) unterschiedliche Ausprägungen, d.h. die Gattung ist wurzelanatomisch eher heterogen. Merkmale, die bei *Alpinia* nur vereinzelt vorkommen (4a und 7a) sind im Kladogramm beispielhaft unter *Alpinia* I eingetragen, um zu zeigen, dass die Gattung wurzelanatomisch kein einheitliches Bild liefert.

Die weiterführende phylogenetische Analyse der Gattung *Alpinia* beruht auf den Untersuchungen von RANGSIRUJI, NEWMAN & CRONK (2000) und KRESS et al. (2005) (siehe: 1.6.2.1). Die Merkmale sind wie bei den Zingiberaceae nummeriert, wobei natürlich nicht alle Merkmale relevant sind, und somit nur die für *Alpinia* zutreffenden (1, 3, 4, 5 und 7) in die Aufstellung übertragen werden.

Zur Veranschaulichung der Merkmalsverteilung innerhalb von *Alpinia* soll folgende Aufstellung dienen:

|  |                       |    |       |       |
|--|-----------------------|----|-------|-------|
| <b>A. zerumbet-Clade:</b>                  | <i>A. calcarata</i>   | 1a | 3a    | 5a    |
|  | <i>A. malaccensis</i> | 1a |       |       |
|  | <i>A. officinarum</i> | 1a | 3a    | 5a    |
|  | <i>A. zerumbet</i>    |    |       |       |
| <b>A. eubractea-Clade:</b>                 | <i>A. purpurata</i>   | 1a | 3a    | 7a    |
| <b>Weitere Species von <i>Alpinia</i>:</b> | <i>A. elwesii</i>     | 1a | 3a    | 5a    |
|  | <i>A. sanderae</i>    |    | 3a 4a | 5a 7a |

Das häufige Auftreten der ein- bis mehrschichtige Exodermis (1a) in der Gattung *Alpinia* zeigt, dass die Tendenz zur Einschichtigkeit bei den meisten Arten vorhanden ist, sich wahrscheinlich synapomorph entwickelt hat und bei einzelnen Arten sekundär wieder verloren gegangen ist. Dies gilt vermutlich für die gesamte Unterfamilie.

Auch der Sklerenchymring im äußeren Cortex (3a) kommt bei der überwiegenden Mehrheit der Species vor, ist vermutlich ebenfalls eine Synapomorphie, die sich wiederum bei manchen Arten sekundär verloren hat.

Die Lakunen im Cortex (4a) treten nur bei *A. sanderae* auf, was deutlich für eine Autapomorphie spricht.

Die o-förmigen Zellwandverstärkungen im inneren Cortex (5a) dagegen finden sich bei gut der Hälfte der Arten, was es schwierig macht zu beurteilen, ob es sich um eine Synapomorphie oder ein Homoplasie handelt. Wird allerdings die gesamte Unterfamilie betrachtet, in der das Merkmal sehr häufig auftritt, so dürfte es sich eher um eine Synapomorphie mit sekundärem Verlust bei einzelnen Species handeln.

Die abgetrennten Leptomstränge (7a) kommen nur bei *A. purpurata* und *A. sanderae* vor. Ob es sich um eine Synapomorphie oder eine Homoplasie handelt bleibt offen.

Innerhalb des *A. zerumbet*-Clades stehen sich *A. calcarata* und *A. officinarum* sehr nahe. Dies deckt sich sehr gut mit den wurzelanatomischen Merkmalen. Mit den beiden anderen Species des Clades ist die Übereinstimmung wesentlich geringer.

Werden *A. elwesii* und *A. sanderae* betrachtet, die sich beide nicht in den Untersuchungen von RANGSIRUJI, NEWMAN & CRONK (2000) und KRESS et al. (2005) befinden, so fällt auf, dass sich *A. elwesii* gut in den *A. zerumbet*-Clade einfügen würde. *A. sanderae* hingegen kann aufgrund der Merkmalsverteilung nicht mit der nötigen Sicherheit zugeordnet werden.

## **Globba**

Die phylogenetische Analyse der Gattung *Globba*, der drittgrößten in den Zingiberaceae mit etwa 100 Arten, bzw. der Tribus der Globbeae beruht auf dem Kladogramm von WILLIAMS, KRESS & MANOS (2004). Die Ergebnisse zeigen im Gegensatz zu den Untersuchungen von KRESS, PRINCE & WILLIAMS (2002), dass die Tribus monophyletisch ist. Das Kladogramm besteht u.a. aus sieben Clades, die die Sektionen von *Globba* repräsentieren. Die vier in die vorliegende Arbeit eingegangenen Species von *Globba* verteilen sich auf zwei Sektionen. Der Vollständigkeit halber wird die Aufstellung um *Gagnepainia godefroyi* ergänzt. Die



Merkmale sind wie bei den Zingiberaceae nummeriert, wobei natürlich nicht alle Merkmale relevant sind, und somit nur die für *Globba* und *Gagnepainia* zutreffenden (2, 5 und 6) in die Auflistung übertragen werden.

***Globba* Sektion *Sempervirens*:**     *G. atrosanguinea*     2a     5a

***Globba* Sektion *Globba*:**             *G. marantina*             2a             6a  
    *G. schomburgkii*         2a             6a  
    *G. winitii*                 2a             6a

***Gagnepainia*:**                     *G. godefroyi*             2a             6a

Eine regelmäßige Peridermbildung (2a) findet sich bei allen vier Species von *Globba* ebenso wie bei *Gagnepainia* und ist innerhalb der Zingiberaceae nur hier ausgebildet. Höchstwahrscheinlich handelt es sich um eine Synapomorphie der beiden Gattungen, möglicherweise aller Gattungen der Tribus.

Die o-förmigen Zellwandverstärkungen (5a) kommen nur bei *G. atrosanguinea* vor und sind vermutlich eine Autapomorphie der Species.

Die primäre Endodermis (6a) ist bei den Globbeae weit verbreitet und fehlt ausschließlich bei *G. atrosanguinea*, die die für die meisten Zingiberaceae typische U-Endodermis besitzt. Möglicherweise handelt es sich bei der primären Endodermis um ein Synapomorphie der beiden Gattungen, die sich sekundär bei *G. atrosanguinea* wieder verloren hat.

Es fällt auf, dass die Species aus der Sektion *Globba* in den betrachteten wurzelanatomischen Merkmalen *Gagnepainia* gleichen und sich in zwei Merkmalen deutlich von *G. atrosanguinea* aus der Sektion *Sempervirens* unterscheiden. Ob es sich hierbei um typische Kennzeichen einer einzelnen Art handelt oder ob die Besonderheiten für die gesamte Sektion *Sempervirens* gelten, müssten weitere Untersuchungen zeigen.

### ***Hedychium***

Die phylogenetische Analyse der Gattung *Hedychium* mit ihren etwa 65 Species basiert auf dem Kladogramm von WOOD, WHITTEN & WILLIAMS (2000) (siehe: 1.6.2.1). Das Kladogramm besteht aus vier Clades, wobei sich die fünf sowohl im Kladogramm als auch in der vorliegenden Arbeit vorkommenden Species in den Clades I und IV wieder finden. Die Merkmale sind wie bei den Zingiberaceae nummeriert, wobei natürlich nicht alle Merkmale relevant sind, und somit nur die für *Hedychium* zutreffenden (5 und 7) in die Aufstellung übertragen werden.

**Clade I:**                             *H. horsfieldii*  
    *H. muluense*                     7a

**Clade IV:**                         *H. coronarium*  
    *H. gardnerianum*             7a  
    *H. greenii*                     5a

**Weitere Species von *Hedychium*:**     *H. angustifolium*             7a

O-förmige Zellwandverstärkungen im innern Cortex (5a) finden sich nur bei *H. greenii*, was für eine Autapomorphie spricht.

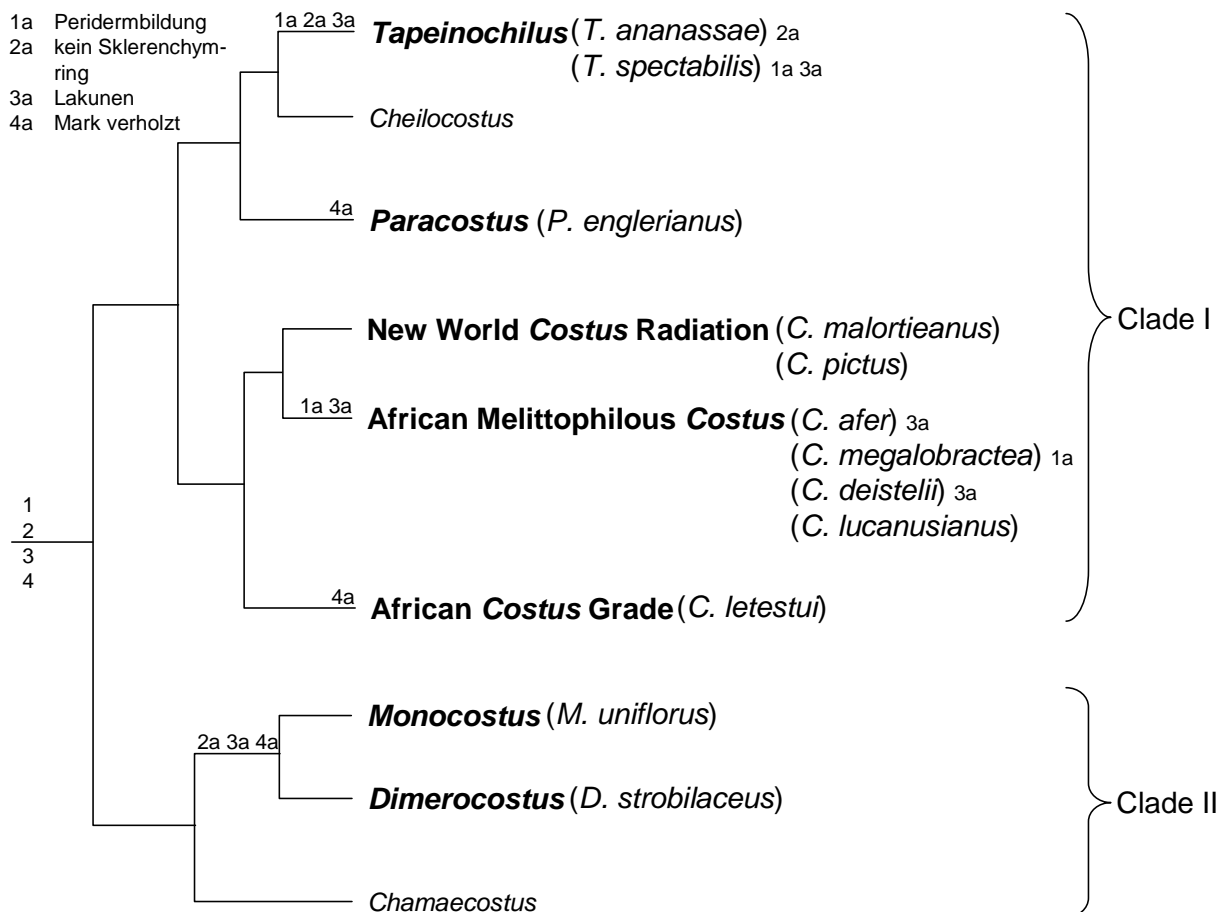
Abgetrennte Leptomstränge (7a) gibt es bei *H. angustifolium*, *H. gardnerianum* und *H. muluense*. Die beiden Species *H. gardnerianum* und *H. muluense* treten im Kladogramm von WOOD, WHITTEN & WILLIAMS (2000) in unterschiedlichen Clades auf. Aller Wahrscheinlichkeit nach handelt es sich wohl um eine Homoplasie.

Es können keine Parallelen gezogen werden zwischen der phylogenetischen Entwicklung von *Hedychium* und den betrachteten wurzelanatomischen Merkmalen.

### 5.3.6 Costaceae

Der phylogenetischen Analyse der Costaceae (siehe: Abbildung 9) liegt das Kladogramm von SPECHT & STEVENSON (2006) zugrunde (siehe: 1.6.2.2). Es wurde der Übersichtlichkeit halber auf die Gattungen bzw. bei *Costus* auf die drei Entwicklungslinien reduziert. Die sowohl in der vorliegenden Arbeit als auch bei SPECHT & STEVENSON (2006) behandelten Species sind in Klammern gestellt und um *Tapeinochilus spectabilis* erweitert worden. Die Merkmale 1 – 4 sind innerhalb der Costaceae gewöhnlich die häufigeren, a steht für eine besondere Merkmalsausprägung. Kommen die für den jeweiligen Clade charakteristischen Merkmale nicht bei allen Species des Clades vor, so sind die entsprechenden Nummern der Merkmale hinter denjenigen Arten aufgelistet, für die sie kennzeichnend sind. Folgende Merkmale wurden aufgetragen:

- 1 keine oder sehr schwache Peridermbildung
- 1a regelmäßige und starke Peridermbildung
- 2 Sklerenchymring im äußeren Cortex
- 2a kein Sklerenchymring im äußeren Cortex
- 3 keine Lakunen im Cortex
- 3a Lakunen im Cortex
- 4 Markgewebe nicht vollständig verholzt
- 4a Markgewebe vollständig verholzt



**Abbildung 9: Verteilung der wurzelanatomischen Merkmale im Kladogramm der Costaceae (verändert nach SPECHT & STEVENSON 2006). Typische Merkmale der Costaceae: 1 = keine oder sehr schwache Peridermbildung, 2 = Sklerenchymring im äußeren Cortex, 3 = keine Lakunen im Cortex, 4 = Markgewebe nicht vollständig verholzt**

Die Costaceae bilden für gewöhnlich kein Periderm aus. Eine regelmäßige und starke Peridermbildung (1a) findet sich nur im ersten Clade des Kladogramms bei *Tapeinochilus spectabilis* und *Costus megalobracteata*. Hierbei handelt es sich aller Wahrscheinlichkeit nach um eine Homoplasie.

Der Sklerenchymring im äußeren Cortex ist ein weit verbreitetes Merkmal innerhalb der Costaceae. Er kommt bei allen untersuchten Vertretern des ersten Clades vor, abgesehen von *Tapeinochilus ananassae*. Im zweiten Clade fehlt der Sklerenchymring (2a) vollständig. Vermutlich handelt es sich bei dem Sklerenchymring um eine Synapomorphie des ersten Clades mit sekundärem Verlust des Merkmals bei *T. ananassae*.

Lakunen im Cortex (3a) haben sich im ersten Clade nur bei *Tapeinochilus spectabilis*, *Costus afer* und *Costus deistelii* entwickelt, während sie für den zweiten Clade kennzeichnend sind. Vermutlich stellen die Lakunen eine Synapomorphie von *Monocostus* und *Dimerocostus* dar. Die Entwicklung der Lakunen bei *T. spectabilis* und den beiden Species von *Costus* verlief wahrscheinlich parallel dazu. Ob es sich bei den Lakunen von *C. afer* und *C. deistelii* ebenfalls um eine Homoplasie oder um eine Synapomorphie des „African Melittophilous Costus“-Clades mit sekundärem Verlust des Merkmals bei den anderen beiden Arten handelt, bleibt offen.

In der Regel verholzt das Xylemparenchym der Costaceae mehr oder weniger ringförmig, und es bleibt ein unverholztes Markgewebe erhalten. Im ersten Clade findet sich ein vollständig verholztes Markgewebe (4a) nur bei *Paracostus englerianus* und *Costus letestui*, während es für den zweiten Clade charakteristisch ist. Wahrscheinlich handelt es sich um eine Synapomorphie von *Monocostus* und *Dimerocostus*. Bei den beiden Vertretern des ersten Clades liegt vermutlich eine Homoplasie vor. Da ein nicht vollständig verholztes Markgewebe auch für die Zingiberaceae kennzeichnend ist und das Merkmal deshalb auch als Synapomorphie der beiden Familien gewertet werden könnte, muss vermutlich davon ausgegangen werden, dass die Stammform von *Monocostus* und *Dimerocostus* sowie parallel dazu manche Species von *Costus* das Merkmal sekundär verloren haben.

Werden die Ergebnisse zusammengefasst, so ist festzustellen, dass sich *Tapeinochilus* anhand der Wurzelanatomie als Gattung schlecht definieren lässt, da sich die beiden untersuchten Species in drei der vier Merkmale unterscheiden. Die einzige Gemeinsamkeit der Vertreter des ersten Clades besteht darin, dass alle Gattungen, wenn auch nicht alle Arten, einen Sklerenchymring entwickelt haben. Die beiden Species der „New World *Costus* Radiation“ zeichnen sich dadurch aus, dass sie alle typischen Merkmale der Costaceae repräsentieren. Im „African Melittophilous *Costus*“-Clade stehen *C. afer* und *C. megalobracteata* sowie *C. deistelii* und *C. lucanusianus* jeweils als Schwestertaxa im Kladogramm. Die meisten wurzelanatomischen Gemeinsamkeiten teilen aber *C. afer* und *C. deistelii*. Im zweiten Clade des Kladogramms bilden *Monocostus* und *Dimerocostus* eine Einheit. Beiden fehlen Periderm und Sklerenchymring, beide besitzen Lakunen im Cortex und ein vollständig verholztes Markgewebe.

Der Vollständigkeit halber sind im Folgenden die im Kladogramm fehlenden Species mit ihren Merkmalen tabellarisch aufgelistet:

|                             |    |    |
|-----------------------------|----|----|
| <i>C. longibracteolatus</i> | 2a | 3a |
| <i>C. spiralis</i>          |    | 3a |
| <i>C. spec. #7</i>          |    | 3a |
| <i>C. spec. #115</i>        | 2a | 4a |

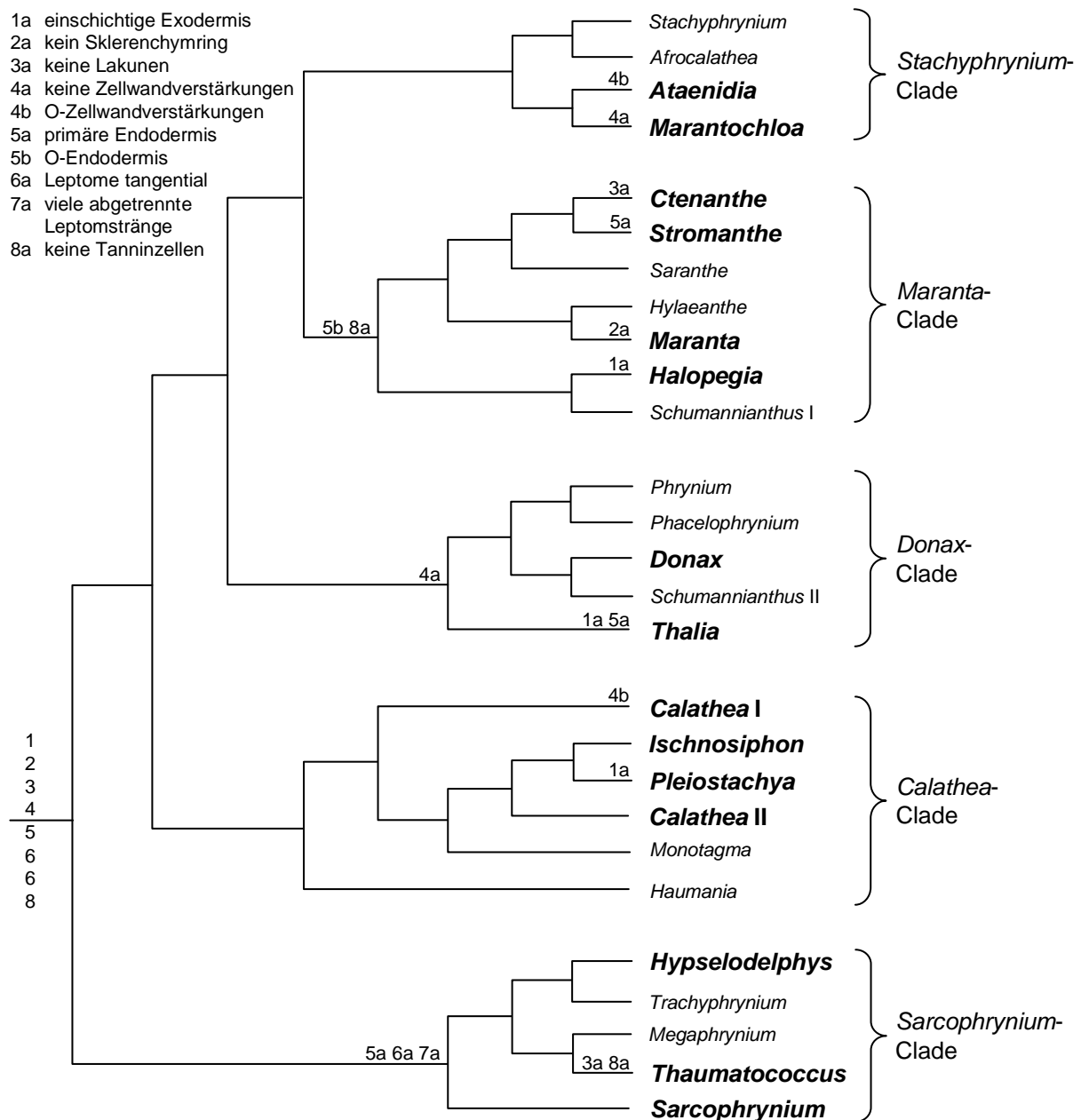
Da jedoch nicht geklärt ist, ob die vier genannten Arten zu *Costus* oder einer der neuen von SPECHT & STEVENSON (2006) aufgestellten Gattungen gehören, können keine zuverlässigen Aussagen bezüglich der phylogenetischen Entwicklung gemacht werden.

Auch kann die Wurzelanatomie keine Hinweise liefern, ob die Einteilung der Costaceae in traditionell vier oder nach molekularen Erkenntnissen sieben Gattungen sinnvoller ist. Von zwei der drei neuen Gattungen (*Chamaecostus* und *Cheilocostus*) liegen keine Daten vor, und von der dritten (*Paracostus*) ist nur ein Vertreter untersucht worden. Hier sind weitere Untersuchungen nötig, um zur Klärung der Frage beitragen zu können.

### 5.3.7 Marantaceae

Die phylogenetische Analyse der Marantaceae (siehe: Abbildung 10) basiert auf dem Kladogramm von PRINCE & KRESS (2006) (siehe: 1.6.2.3). Um größtmögliche Übersichtlichkeit zu erreichen, wurde es auf die Gattungen reduziert. Die Merkmale 1 – 8 sind jeweils typisch für die Marantaceae, a und b kennzeichnen Abwandlungen der charakteristischen Merkmalsausprägungen. Folgende Merkmale wurden in das Kladogramm aufgenommen:

- 1    mehrschichtige Exodermis
- 1a   einschichtige Exodermis
- 2    kleinzelliger Sklerenchymring im äußeren Cortex
- 2a   kein kleinzelliger Sklerenchymring im äußeren Cortex
- 3    Lakunen im Cortex
- 3a   keine Lakunen im Cortex
- 4    u-förmig verstärkte Zellwände im inneren Cortex
- 4a   keine Zellwandverstärkungen im inneren Cortex
- 4b   o-förmige Zellwandverstärkungen im inneren Cortex
- 5    tertiäre U-Endodermis
- 5a   primäre Endodermis
- 5b   tertiäre O-Endodermis
- 6    periphere Leptome rundlich bis radial gestreckt
- 6a   periphere Leptome tangential gestreckt
- 7    keine bis einzelne abgetrennte Leptomstränge
- 7a   zahlreiche abgetrennte Leptomstränge
- 8    Tanninzellen
- 8a   keine Tanninzellen



**Abbildung 10: Verteilung der wurzelanatomischen Merkmale im Kladogramm der Marantaceae (verändert nach PRINCE & KRESS 2006). Typische Merkmale der Marantaceae: 1 = mehrschichtige Exodermis, 2 = kleinzelliger Sklerenchymring im äußeren Cortex, 3 = Lakunen im Cortex, 4 = u-förmig verstärkte Zellwände im inneren Cortex, 5 = tertiäre U-Endodermis, 6 = periphere Leptome rundlich bis radial gestreckt, 7 = keine bis einzelne abgetrennte Leptomstränge, 8 = Tanninzellen**

Die Marantaceae besitzen in der Regel eine mehrschichtige Exodermis. Eine deutlich einschichtige Exodermis (1a) kommt nur bei *Halopegia* (Maranta-Clade), *Thalia* (Donax-Clade) und *Pleiostachya* (Calathea-Clade) vor. Da die drei Gattungen im Kladogramm in drei verschiedenen Clades stehen handelt sich bei der einschichtigen Exodermis aller Wahrscheinlichkeit nach um eine Homoplasie.

Der kleinzellige Sklerenchymring im Cortex kommt bei fast allen Marantaceae vor. Nur bei *Maranta leuconeura* gibt es keinen Sklerenchymring (2a), und bei *Maranta arundinacea* ist

er weder kleinzellig, noch geschlossen und damit untypisch ausgebildet. Allem Anschein nach handelt es sich bei diesem vermutlich sekundären Verlust des familientypischen Merkmals bei *Maranta* um ein gattungsspezifisches Kennzeichen.

Lakunen im Cortex sind ein typisches Merkmal der Marantaceae, das sich in fast allen untersuchten Gattungen zumindest bei einem Teil der Arten wieder findet, so auch bei *Calathea* (*Calathea*-Clade), *Stromanthe* und *Maranta* (*Maranta*-Clade), wo nicht alle Species Lakunen besitzen. Bei *Ctenanthe* (*Maranta*-Clade) und *Thaumatococcus* (*Sarcophrynium*-Clade) hingegen konnten überhaupt keine Lakunen im Cortex (3a) beobachtet werden. Der Verlust hat vermutlich sekundär stattgefunden, verlief parallel und ist möglicherweise kennzeichnend für die beiden Gattungen.

Meist sind die Zellwände des inneren Rindengewebes einiger bis zahlreicher Zellen deutlich u-förmig verdickt. Es kommt selten vor, dass überhaupt keine Verstärkungen der Zellwände des inneren Cortexes (4a) auftreten. Dies findet sich nur bei *Marantochloa* (*Stachyphrynium*-Clade), *Donax* und *Thalia* (*Donax*-Clade). Bei *Donax* und *Thalia* könnte es sich bei dem Verlust der Zellwandverstärkungen um ein typisches Kennzeichen des *Donax*-Clades handeln, während die Zellwandverstärkungen vermutlich bei *Marantochloa* parallel dazu sekundär verloren gegangen sind. O-förmige Zellwandverstärkungen im inneren Cortex (4b) sind selten und finden sich ausschließlich bei *Ataenidia* (*Stachyphrynium*-Clade) und drei Arten von *Calathea* (*Calathea*-Clade). Hierbei handelt es sich aller Wahrscheinlichkeit nach um eine Homoplasie. Da das Merkmal nicht bei allen Species von *Calathea* auftritt, ist es im Kladogramm beispielhaft bei *Calathea* I aufgetragen.

Die meisten Vertreter der Marantaceae besitzen eine tertiäre U-Endodermis. Ausschließlich primäre und sekundäre Endodermen (5a) treten bei *Hypselodelphys*, *Sarcophrynium* und *Thaumatococcus* (*Sarcophrynium*-Clade), bei *Thalia* (*Donax*-Clade) und *Stromanthe* (*Maranta*-Clade) auf. In allen anderen Gattungen, in denen Primär- und Sekundärendodermen vorkommen, finden sich auch voll ausgereifte Tertiärendodermen. Der konsequente Mangel an Tertiärendodermen kann als typisches Kennzeichen des *Sarcophrynium*-Clades gewertet werden. Bei *Thalia* handelt es sich vermutlich um einen sekundären Verlust und eine parallele Entwicklung zum *Sarcophrynium*-Clade, da *Donax* eine gewöhnliche U-Endodermis besitzt. Ausschließlich in den Gattungen *Ctenanthe*, *Halopegia* und *Maranta* (*Maranta*-Clade) kommen, neben primären bzw. sekundären Endodermen, tertiäre O-Endodermen (5b) vor. Die O-Endodermis ist höchstwahrscheinlich also eine Synapomorphie, die nur im *Maranta*-Clade auftritt und sich lediglich bei *Stromanthe*, bei deren Vertreter keine tertiäre Endodermis beobachtet werden konnten, vermutlich sekundär verloren hat.

Innerhalb der Marantaceae sind die peripheren Leptomstränge gewöhnlich rundlich bis radial gestreckt. Nur bei *Hypselodelphys* und *Sarcophrynium* (*Sarcophrynium*-Clade) kommen tangential gestreckte periphere Leptomstränge (6a) vor. Es bleibt offen, ob sich dieses Merkmal als Synapomorphie des *Sarcophrynium*-Clades mit sekundärem Verlust bei *Thaumatococcus* oder als Homoplasie der beiden Arten bzw. Gattungen entwickelt hat.

In der Regel sind bei den Marantaceae keine bis höchstens einzelne Leptomstränge abgetrennt. Zahlreiche abgetrennte Leptomstränge (7a) finden sich nur bei *Hypselodelphys*, *Sarcophrynium* und *Thaumatococcus* (*Sarcophrynium*-Clade) und stellen vermutlich eine Synapomorphie des *Sarcophrynium*-Clades dar.

Tannine finden sich in allen Familien der Zingiberales, so auch in den Marantaceae. Bei *Thaumatococcus* (*Sarcophrynium*-Clade) und den Species von *Maranta*, *Ctenanthe*,



*Stromanthe* und *Halopegia* (*Maranta*-Clade) hingegen konnten keine Tanninzellen (8a) nachgewiesen werden. Für die Vertreter des *Maranta*-Clades ist der sekundäre Verlust an Gerbstoffen kennzeichnend. Bei *Thaumatococcus* lief diese Entwicklung vermutlich parallel dazu.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass der *Sarcophrynium*-Clade durch die primäre Endodermis (5a), die tangential gestreckten peripheren Leptome (6a) bei zwei der drei Gattungen und die zahlreichen abgetrennten Leptomstränge (7a) sehr gut zu charakterisieren ist. Auch der *Maranta*-Clade ist noch klar durch die tertiäre O-Endodermis (5b) und die fehlenden Tanninzellen (8a) definiert. Im *Donax*-Clade gibt es nur noch die fehlenden Zellwandverstärkungen im inneren Cortex (4a), die kennzeichnend sind für den Clade. Doch weder im *Stachyphrynium*- noch im *Calathea*-Clade finden sich wurzelanatomische Merkmale, die als Synapomorphien oder auch als sekundäre Verluste des jeweiligen Clades gewertet werden können.

Schließlich soll geklärt werden, ob die von ANDERSSON (1998) als *Incertae Sedis* geführten Gattungen *Halopegia*, *Thalia* und *Thaumatococcus* auch wurzelanatomisch gut in die aufgrund molekularer Daten von PRINCE & KRESS (2006) aufgestellten Clades passen. *Halopegia* besitzt einerseits eine tertiäre O-Endodermis (5b) und andererseits fehlen ihr die Tanninzellen (8a). Beides sind Merkmale, die den *Maranta*-Clade kennzeichnen. Bei *Thaumatococcus* finden sich zum einen eine primäre Endodermis (5a) und zum anderen zahlreiche abgetrennte Leptomstränge (7a). Beide Merkmale sind wiederum typisch für den *Sarcophrynium*-Clade. Die bei *Thaumatococcus* ebenfalls fehlenden Tanninzellen (8a) könnten zwar auf eine Zugehörigkeit zum *Maranta*-Clade hindeuten, in dem auch die primäre Endodermis (5a) gelegentlich auftritt. Die zahlreichen abgetrennten Leptomstränge (7a) hingegen kommen dort nicht vor und sprechen eindeutig dagegen. *Thalia* teilt mit *Donax* lediglich die fehlenden Zellwandverstärkungen (4a) im inneren Cortex, die ebenfalls bei *Marantochloa* zu finden sind. Aufgrund der primären Endodermis (5a) von *Thalia* wäre aber auch ein Zusammenschluss mit anderen Taxa denkbar. *Halopegia* und *Thaumatococcus* fügen sich gut in die jeweiligen Clades ein. Für *Thalia* bzw. den *Donax*-Clade sind Untersuchungen weiterer Gattungen unbedingt nötig, um eine fundierte Analyse durchführen zu können.

### 5.3.8 Cannaceae

Leider liegen noch keine Ergebnisse über die Phylogenie der Cannaceae von PRINCE & KRESS vor (siehe: 1.6.2.4), um vergleichen zu können, ob sich die auf den wurzelanatomischen Merkmalen beruhende phylogenetische Analyse der Cannaceae mit den molekularen Untersuchungen im Einklang befindet. Die Merkmale 1 – 3 sind innerhalb der Cannaceae gewöhnlich zu finden, a repräsentiert jeweils eine seltenere Eigenschaft. Folgende Merkmale wurden betrachtet:

- 1     Lakunen im Cortex
- 1a    keine Lakunen im Cortex
- 2     keine Zellwandverstärkungen im inneren Cortex
- 2a    o-förmige Zellwandverstärkungen im inneren Cortex
- 3     primäre Endodermis
- 3a    tertiäre U-Endodermis

Werden die abweichenden wurzelanatomischen Merkmale auf die Species der Cannaceae übertragen, so ergibt sich folgendes Bild:

|                           |    |    |    |
|---------------------------|----|----|----|
| <i>Canna brasiliensis</i> |    |    |    |
| <i>Canna flaccida</i>     |    |    |    |
| <i>Canna indica</i>       | 1a |    | 3a |
| <i>Canna limbata</i>      |    |    |    |
| <i>Canna lutea</i>        |    |    |    |
| <i>Canna paniculata</i>   | 1a | 2a | 3a |
| <i>Canna tuerckheimii</i> |    |    | 3a |

Lakunen im Cortex sind ein typisches Merkmal der Cannaceae, das nur bei *Canna indica* und *C. paniculata* fehlt (1a). Ob es sich dabei um eine Homoplasie oder um einen sekundären Verlust einer möglichen Stammform der beiden Species handelt, bleibt offen.

Gewöhnlich treten bei *Canna* keine Zellwandverstärkungen im inneren Cortex auf. Die o-förmigen Zellwandverstärkungen (2a) von *C. paniculata* stellen wahrscheinlich eine Autapomorphie dar, da sie sonst innerhalb der Gattung nicht vorkommen.

Bei den Cannaceae finden sich meist primäre Endodermen. Bei der tertiären U-Endodermis (3a) von *C. indica*, *C. paniculata* und *C. tuerckheimii* könnte es sich um eine Synapomorphie der drei Species handeln.

Es fällt auf, dass *C. indica* und *C. paniculata* durch zwei Merkmale charakterisiert sind, wovon eines auch für *C. tuerckheimii* kennzeichnend ist. Ob die Merkmale jeweils ein Hinweis auf nähere Verwandtschaft der entsprechenden Arten sind, bleibt solange Spekulation, bis ein Vergleich mit molekularen oder morphologischen Untersuchungen möglich ist.

## 5.4 Wurzelanatomie, Biogeographie und ökologische Anpassungen

Einige Familien bzw. Gattungen der Zingiberales sind pantropisch verbreitet. Von *Heliconia* und *Costus* sind sowohl neuweltliche als auch altweltliche Species untersucht worden. Es gibt jedoch keinerlei Hinweise darauf, dass die entsprechenden Arten in den verschiedenen Verbreitungsgebieten eine unterschiedliche Entwicklung bezüglich ihrer Wurzelanatomie durchlaufen hätten.

Das Spektrum an Standorten, an denen Vertreter der Zingiberales vorkommen ist nicht sonderlich groß. Die meisten sind in tropischen Wäldern beheimatet, wenige in offenen Graslandschaften, in den Bergen des Himalayas oder in offenen Sumpfgebieten. Aufgrund der relativ homogenen Standortbedingungen sind ökologische Anpassungen der Wurzeln kaum zu erwarten. Werden die Wurzeln der Zingiberales anatomisch untersucht, so ist festzustellen, dass sie sich der jeweiligen Familie sicher zuordnen lassen, oftmals auch einer bestimmten Gattung oder Gattungsgruppe, unabhängig von ihrem Standort.

Bei *Roscoea*, die bis in Höhen von mehr als 4000m gedeiht, können keine Besonderheiten in der Wurzelanatomie gefunden werden, die nicht auch bei anderen nicht in den Bergregionen des Himalaya beheimateten Species vorkommen. *Halopegia azurea*, die Arten der Gattung *Thalia* und *Canna flaccida* sind typische Sumpfpflanzen. Bei *Halopegia azurea* wird das

mittlere Cortexgewebe lediglich von ein paar durchschnittlich großen Lakunen durchzogen, wie dies bei den meisten Marantaceae der Fall ist. Die Wurzeln von *Thalia* und *Canna flaccida* zeichnen sich durch die weitgehende Auflösung des Cortexgewebes aus, sodass nur noch speichenartige Gewebereste die äußersten und innersten Rindenschichten verbinden. Trotz der mehr oder weniger starken Aerenchymbildung, die lediglich den Cortex der Wurzel betrifft, sind die jeweiligen Species aber problemlos den entsprechenden Familien und teilweise den subfamiliären Gruppierungen zuzuordnen.

Die Wurzelanatomie hängt also weder von der Verbreitung auf den verschiedenen Kontinenten noch von den Standortbedingungen ab und ist somit ein stabiler, Verwandtschaft kennzeichnender Merkmalskomplex.

## 6 Zusammenfassung

Die Zingiberales sind eine Ordnung vorwiegend tropisch bis subtropisch verbreiteter Rhizomstauden, die acht Familien (Musaceae, Strelitziaceae, Lowiaceae, Heliconiaceae, Zingiberaceae, Costaceae, Marantaceae und Cannaceae) mit etwa 100 Gattungen und 2200 Arten umfasst. Unter ihnen befinden sich zahlreiche Nutz- und Zierpflanzen. In der Systematik stehen sie in der Klasse der Liliopsida und der Unterklasse der Commelinidae. Die Ordnung an sich und die einzelnen Familien sind klar umgrenzt und monophyletisch, es gibt jedoch Unklarheiten bezüglich der phylogenetischen Zusammenhänge zwischen den basalen vier Familien einerseits und innerhalb der einzelnen Familien andererseits.

Da die Anatomie der Wurzeln anderer monokotyler Familien bereits gezeigt hat, dass dieser Merkmalskomplex systematischen Wert hat, wurde die Wurzelanatomie der Zingiberales genauer untersucht. Hierfür wurden mit Standardmethoden Dauerpräparate von Wurzelquer- und -längsschnitten von insgesamt 126 Arten aus allen acht Familien hergestellt, lichtmikroskopisch Zeichnungen und Fotos der Präparate sowie Herbarbelege der Pflanzen angefertigt. Die Ergebnisse sind nach traditionellen Klassifikationen beschrieben und abgebildet.

Der Bestimmungsschlüssel zeigt, dass die Wurzelanatomie der Zingiberales zahlreiche Merkmale liefert, die bedeutsam sind für die Taxonomie der Ordnung. Die Bestimmung der einzelnen Familien ist meist problemlos anhand von einfachen Merkmalen oder Merkmalskombinationen möglich, wobei manchmal Abweichungen auftreten, die eine Bestimmung verkomplizieren können. Die Bestimmung der Familien ist jedoch stets durchführbar. Innerhalb der Familien ist es oftmals möglich, einzelne Gattungen bzw. Arten durch spezielle Merkmalsausprägungen zu identifizieren. Auf subfamiliärer Ebene stößt die Wurzelanatomie aber häufig an ihre Grenzen.

Beim Vergleich der Ergebnisse mit modernen molekularen Phylogenien ist festzustellen, dass sich innerhalb der Zingiberaceae, Costaceae und Marantaceae, deren Binnengliederung nicht hinreichend geklärt ist, durchaus anhand der wurzelanatomischen Daten einzelne Gruppierungen nachzeichnen lassen. Bei den Zingiberaceae sind die Unterfamilie der Alpinioideae und die Tribus der Globbeae gut zu definieren. Bei den Costaceae sind *Monocostus* und *Dimerocostus* aufgrund einer Merkmalskombination von den anderen Gattungen abzugrenzen. Die Frage, ob eine Einteilung der Costaceae in vier oder sieben Gattungen die sinnvollere ist, ist zum jetzigen Zeitpunkt nicht zu beantworten. Bei den Marantaceae lassen sich der *Sarcophrynium*- und der *Maranta*-Clade sehr schön charakterisieren. Darüber hinaus kann die auf molekularen Untersuchungen beruhende Klassifikation von *Halopegia* und *Thaumatococcus*, die wie *Thalia* durch morphologische Merkmale nicht in subfamiliäre Taxa einzuordnen sind, bestätigt werden, während die Daten bei *Thalia* nicht ausreichen, um eine fundierte Aussage machen zu können.

Zur Klärung der Frage, ob die Musaceae oder die Strelitziaceae an der Basis der Entwicklung der Zingiberales stehen, trägt die Wurzelanatomie nicht viel bei. Einzig und allein die Tatsache, dass bei den Musaceae neben der zerstreuten auch gelegentlich eine ringförmige Tracheenanordnung im Zentralzylinder gefunden werden kann, verbindet diese mit den abgeleiteten sechs Familien und lässt den vagen Schluss zu, dass die Strelitziaceae dem gemeinsamen Vorfahren der Ordnung am nächsten stehen könnten.

Abgesehen von der mehr oder weniger ausgeprägten Aerenchymbildung im Rindengewebe von Helophyten gibt es keine Hinweise darauf, dass ökologische Anpassungen der Wurzeln die systematischen Zusammenhänge überlagern würden. Die Wurzelanatomie ist ein stabiler Merkmalskomplex, der Rückschlüsse auf Verwandtschaft innerhalb der Ordnung der Zingiberales zulässt.

## 7 Literatur

**ANDERSSON, L. 1981:** The neotropical genera of Marantaceae. Circumscription and relationships. - *Nordic J. Bot.* 1: 218-245.

**ANDERSSON, L. 1998:** Heliconiaceae. Marantaceae. Musaceae. Strelitziaceae. - In: KUBITZKI, K. (ed.): *The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. IV. Flowering Plants. Monocotyledons. Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae).* - Springer Verlag. Berlin, Heidelberg, New York.

**ANDERSSON, L. & CHASE, M. W. 2001:** Phylogeny and classification of Marantaceae. - *Bot. J. Linn. Soc.* 135: 275-287.

**APG 1998:** An ordinal classification for the families of flowering plants. - *Ann. Missouri Bot. Gard.* 85: 531-553.

**APG 2003:** An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. - *Bot. J. Linn. Soc.* 141: 399-436.

**ARGENT, G. C. G. 1976:** The wild bananas of Papua New Guinea. - *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh* 35: 77-114.

**BAKER, J. G. 1893:** A synopsis of the genera and species of Museae. - *Ann. Bot.* 7: 189-229.

**BELL, A. D. 1994:** *Illustrierte Morphologie der Blütenpflanzen.* - Eugen Ulmer Verlag. Stuttgart.

**BENTHAM, G. & HOOKER, J. D. 1883:** *Genera Plantarum.* Vol.3, II. - London.

**CARLQUIST, S. & SCHNEIDER, E. L. 1998:** Origins and nature of vessels in monocotyledons. 3. Lowiaceae, with comments on rhizome anatomy. - *Blumea* 43: 219-224.

**CHASE, M. W. et al. 1995:** Molecular Phylogenies of Lilianae. - In: RUDALL, P. J., CRIBB, P. J., CUTLER, D. F. & HUMPHRIES, C. J. (eds.): *Monocotyledons: systematics and evolution.* - Royal Botanic Gardens, Kew: 109-138.

**CHASE, M. W. et al. 2000:** Higher-level systematics of the monocotyledons: An assessment of current knowledge and a new classification. - In: WILSON, K. I. & MORRISON, D. A. (eds.): *Monocots: Systematics and evolution.* - CSIRO, Melbourne: 3-16.

**CHEESMAN, E. E. 1947a:** Classification of the bananas. I. The genus *Ensete* Horan. - *Kew Bull.* 2: 97-106.

**CHEESMAN, E. E. 1947b:** Classification of the bananas. II. The genus *Musa* L. - *Kew Bull.* 2: 106-117.

**CRONQUIST, A. 1981:** Order Zingiberales. - In: *An Integrated System of Classification of Flowering Plants:* 1165-1188.

**DAHLGREN, R. M. T., CLIFFORD, H. T. & YEO, P. F. 1985:** *The families of the monocotyledons: Structure, evolution and taxonomy.* - Springer Verlag. Berlin.

- DAHLGREN, R. M. T. & RASMUSSEN, F. N. 1983:** Monocotyledon evolution: Characters and phylogenetic estimation. - In: HECHT, M. K., WALLACE, B. & PRANCE, G. T. (eds.): *Evol. Biol.* 16: 255-395.
- FRANCHET, M. A. 1889:** Un nouveau type de *Musa*: *Musa lasiocarpa*. - *J. Bot. (Morot)* 20: 329-331.
- FRANKE, W. 1992:** Nutzpflanzenkunde: Nutzbare Gewächse der gemäßigten Breiten, Subtropen und Tropen. - Georg Thieme Verlag. Stuttgart.
- FUTTERER, W. 1896a:** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Zingiberaceae. - *Bot. Centralbl.* 68: 241-248, 273-279, 346-356, 393-400.
- FUTTERER, W. 1896b:** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Zingiberaceae. - *Bot. Centralbl.* 69: 3-7, 35-46.
- GERLACH, D. 1969:** Botanische Mikrotechnik: Eine Einführung. - Georg Thieme Verlag. Stuttgart, New York.
- GIVNISH, T. J. et al. 1999:** Polyphyly and Convergent Morphological Evolution in Commelinales and Commelinidae: Evidence from rbcL Sequence Data. - *Molec. Phylogenet. Evol.* 12/3: 360-385.
- GUTTENBERG, H. v. 1968:** Der primäre Bau der Angiospermenwurzel. *Handbuch der Pflanzenanatomie*. 2. Aufl. - Gebrüder Borntraeger Verlag. Berlin, Stuttgart.
- HARRIS, D. J. et al. 2006:** The phylogenetic position of *Aulotandra* (Zingiberaceae). - *Nordic J. Bot.* 23: 725-734.
- HOFREITER, A. & TILLICH, H.-J. 2002:** Root anatomy of the Commelinaceae (Monocotyledoneae). - *Feddes Repert.* 113: 231-255.
- HUTCHINSON, J. 1934:** The Families of Flowering Plants. Vol. II. Monocotyledons. - Macmillan & Co. London.
- HUTCHINSON, J. 1959:** The Families of Flowering Plants. Vol. II. Monocotyledons. 2nd edn. - Clarendon press. Oxford.
- HUTCHINSON, J. 1973:** The Families of Flowering Plants. 3rd edn. - Clarendon press. London.
- JOHANSEN, L. B. 2005:** Phylogeny of *Orchidantha* (Labiaceae) and the Zingiberales Based on Six DNA Regions. - *Syst. Bot.* 30 (1): 106-117.
- KAUFF, F., RUDALL, P. J. & CONRAN, J. G. 2000:** Systematic root anatomy of Asparagales and other monocotyledons. - *Pl. Syst. Evol.* 223: 139-154.
- KRESS, W. J.: 1990:** The Phylogeny and Classification of the Zingiberales. - *Ann. Missouri Bot. Gard.* 77: 698-721.



- KRESS, W. J. 1995:** Phylogeny of the Zingiberanae: Morphology and Molecules. - In: RUDALL, P. J., CRIBB, P. J., CUTLER, D. F. & HUMPHRIES, C. J. (eds.): Monocotyledons: systematics and evolution. - Royal Botanic Gardens, Kew: 443-460.
- KRESS, W. J. et al. 2001:** Unraveling the Evolutionary Radiation of the Families of the Zingiberales Using Morphological and Molecular Evidence. - Syst. Biol. 50(6): 926-944.
- KRESS, W. J. & LARSEN, K. 2001:** *Smithatris*, a new genus of Zingiberaceae from Southeast Asia. - Syst. Bot. 26 (2): 226-230.
- KRESS, W. J., PRINCE, L. M. & WILLIAMS, K. J. 2002:** The phylogeny and new classification of the gingers (Zingiberaceae): Evidence from molecular data. - Amer. J. Bot. 89 (11): 1682-1696.
- KRESS, W. J. et al. 2005:** The molecular phylogeny of *Alpinia* (Zingiberaceae): A complex and polyphyletic genus of gingers. - Amer. J. Bot. 92 (1): 167-178.
- KUBITZKI, K. 1998:** Cannaceae. - In: KUBITZKI, K. (ed.): The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. IV. Flowering Plants. Monocotyledons. Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae). - Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- KUTSCHERA-MITTER, L. 1982:** Wurzeltypen der Monokotyledonen (Liliopsida). Entwurf eines Bestimmungsschlüssels für Arten Mitteleuropas nach anatomischen Merkmalen. - Stapfia 10: 52-70.
- LANE, I. E. 1955:** Genera and generic relationships in Musaceae. - Mitt. Bot. Staatssamml. München 2: 114-131.
- LARSEN, K. 1998:** Costaceae. Lowiaceae. - In: KUBITZKI, K. (ed.): The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. IV. Flowering Plants. Monocotyledons. Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae). - Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- LARSEN, K. et al. 1998:** Zingiberaceae. - In: KUBITZKI, K. (ed.): The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. IV. Flowering Plants. Monocotyledons. Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae). - Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- LARSEN, K. & JENJITTIKUL, T. 2001:** *Laosanthus*, a new genus of Zingiberaceae from Laos. - Nordic. J. Bot. 21: 135-138.
- LARSEN, K. & MOOD, J. 1998:** *Siamanthus*, a new genus of Zingiberaceae in Thailand. - Nordic J. Bot. 18: 393-397.
- LINDER, H. P. & KELLOG, E. A. 1995:** Phylogenetic Patterns in the Commelinid Clade. - In: RUDALL, P. J., CRIBB, P. J., CUTLER, D. F. & HUMPHRIES, C. J. (eds.): Monocotyledons: systematics and evolution. - Royal Botanic Gardens, Kew: 473-496.
- LOESENER, T. 1930:** Marantaceae. Musaceae. Zingiberaceae. - In: ENGLER, A. & PRANTL, K. (eds.): Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2ed edn., 15a. - Wilhelm Engelmann Verlag, Leipzig.
- MEYER, F.J. 1925:** Untersuchungen über den Strangverlauf in den radialen Leitbündeln der Wurzeln. - Jahrb. Wiss. Bot. 65: 88-97.

- NAKAI, T. 1941:** Notulae ad Plantas Asiae Orientalis (XVI). - J. Jap. Bot. 17: 189-203.
- PEDERSEN, L. B. 2004:** Phylogenetic analysis of the subfamily Alpinioideae (Zingiberaceae), particularly *Etlingera* Giseke, based on nuclear and plastid DNA. - Pl. Syst. Evol. 245: 239-258.
- PETERSEN, O. G. 1889:** Cannaceae. Marantaceae. Musaceae. Zingiberaceae. - In: ENGLER, A. & PRANTL, K. (eds.): Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1st edn., 2 (6). - Wilhelm Engelmann Verlag. Leipzig.
- PRINCE, L. M. & KRESS, W. J. 2006:** Phylogenetic relationships and classification in Marantaceae: insights from plastid DNA sequence data. - Taxon 55 (2): 281-296.
- RANGSIRUJI, A., NEWMAN, M. F. & CRONK, Q. C. B. 2000:** A study of the infrageneric classification of *Alpinia* (Zingiberaceae) based on the ITS Region of nuclear rDNA and the *trnL-F* Spacer of chloroplast DNA. - In: WILSON, K. I. & MORRISON, D. A. (eds.): Monocots: Systematics and evolution. - CSIRO, Melbourne: 695-709.
- RAO, A. S. & VERMA, D. M. 1971:** *Curcumorpha*, a new genus of Zingiberaceae. - Bull. Bot. Surv. India 13: 339-341.
- REINHARDT, M. O. 1885:** Das leitende Gewebe einiger anomal gebauten Monocotylenwurzeln. - Jahrb. Wiss. Bot. 16: 336-366.
- RIOPEL, J. L. & STEEVES, T. A. 1964:** Studies on the Roots of *Musa acuminata* cv. Gros Michel. 1. The Anatomy and Development of Main Roots. - Ann. Bot. 28: 475-490.
- ROSS, H. 1883:** Beiträge zur Anatomie abnormer Monocotylenwurzeln (Musaceen, Bambusaceen). - Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1: 331-338.
- SAGOT, P. 1887:** Sur le Genre Bananier. - Bull. Soc. Bot. France 34: 328-330.
- SAKAI, S. & NAGAMASU, H. 2000:** Systematic studies of Bornean Zingiberaceae. III. *Tamijia*, a new genus. - Edinburgh J. Bot. 57 (2): 245-255.
- SCHULZE, W. 1989:** Beiträge zu Wurzelanatomie der Gattung *Iris* und ihre Bedeutung für die Taxonomie. - Wiss. Z. Friedrich-Schiller- Univ. Jena, Math.-Naturwiss. Reihe 2: 315-335.
- SCHUMANN, K. 1900:** Musaceae. - In: ENGLER, A. (ed.): Das Pflanzenreich IV (45). - Wilhelm Engelmann Verlag. Leipzig.
- SCHUMANN, K. 1902:** Marantaceae. - In: ENGLER, A. (ed.): Das Pflanzenreich IV (48). - Wilhelm Engelmann Verlag. Leipzig.
- SCHUMANN, K. 1904:** Zingiberaceae. - In: ENGLER, A. (ed.): Das Pflanzenreich IV (46). - Wilhelm Engelmann Verlag. Leipzig.
- SEARLE, R. J. & HEDDERSON, T. A. J. 2000:** A preliminary phylogeny of the Hedychieae tribe (Zingiberaceae) based on ITS sequences of the nuclear rRNA cistron. - In: WILSON, K. I. & MORRISON, D. A. (eds.): Monocots: Systematics and evolution. - CSIRO, Melbourne: 210-718.

- SEUBERT, E. 1996a:** Root anatomy of palms, II. Calamoideae. - Feddes Repert., 106: 43-59.
- SEUBERT, E. 1996b:** Root anatomy of palms, III. Ceroxyloideae, Nypoideae, Phytelephantoideae. - Feddes Repert., 107: 597-619.
- SEUBERT, E. 1997:** Root anatomy of palms, I. Coryphoideae. - Flora, 192: 81-103.
- SEUBERT, E. 1998a:** Root anatomy of palms, IV. Arecoideae, part 1, general remarks and descriptions on the roots. - Feddes Repert., 109: 89-127.
- SEUBERT, E. 1998b:** Root anatomy of palms, IV. Arecoideae, part 2, systematic implications. - Feddes Repert., 109: 231-247.
- SILL, E. 1997:** Systematische Anatomie der Vegetationsorgane der Hanguanaceae Airy Shaw (1965) (Monocotyledoneae). Diplomarbeit. Institut für Systematische Botanik München. LMU.
- SIMMONDS, N. W. 1960:** Notes on banana taxonomy. - Kew Bull. 14: 198-212.
- SMITH, J. F., KRESS, W. J. & ZIMMER, E. A. 1993:** Phylogenetic Analysis of the Zingiberales based on *rbcL* Sequences. - Ann. Missouri Bot. Gard. 80: 620-630.
- SOLEREDER, H. & MEYER, F. J. 1930:** Systematische Anatomie der Monokotyledonen. Heft VI. - Gebrüder Borntraeger Verlag. Berlin.
- SOLTIS, D. E. et al. 1997:** Angiosperm phylogeny inferred from 18S ribosomal DNA sequences. - Ann. Missouri Bot. Gard. 84: 1-49.
- SOLTIS, D. E. et al. 2000:** Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, *rbcL* and *atpB* sequences. - Bot. J. Linn. Soc. 133: 381-461.
- SPECHT, C. D. et al. 2001:** A Molecular Phylogeny of Costaceae (Zingiberales). - Mol. Phylogenet. Evol. 21: 333-345.
- SPECHT, C. D. & STEVENSON, D. W. 2006:** A new phylogeny-based generic classification of Costaceae (Zingiberales). - Taxon 55 (1): 153-163.
- STEVENSON, D. W. & LOCONTE, H. 1995:** Cladistic Analysis of Monocot Families. - In: RUDALL, P. J., CRIBB, P. J., CUTLER, D. F. & HUMPHRIES, C. J. (eds.): Monocotyledons: systematics and evolution. - Royal Botanic Gardens, Kew: 543-578.
- TAKHTAJAN, A. L. 1980:** Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). - Bot. Rev. (Lancaster) 46: 225-359.
- TILLICH, H.-J. 1995:** Seedlings and Systematics in Monocotyledons. - In: RUDALL, P. J., CRIBB, P. J., CUTLER, D. F. & HUMPHRIES, C. J. (eds.): Monocotyledons: systematics and evolution. - Royal Botanic Gardens, Kew: 303- 352.
- TILLICH, H.-J. & SILL, E. 1999:** Systematische Studien zur Morphologie und Anatomie von *Hanguana* Blume (Hanguanaceae) und *Flagellaria* L. (Flagellariaceae), mit der Beschreibung einer neuen Art, *Hanguana bogneri* spec. nov. - Sendtnera 6: 215-238.

**TOMLINSON, P. B. 1960:** The anatomy of *Phenakospermum* (Musaceae). - J. Arnold Arbor. 41: 287-297.

**TOMLINSON, P. B. 1962:** Phylogeny of the Scitamineae - morphological and anatomical considerations. - Evolution 16: 192-213.

**TOMLINSON, P. B. 1969:** Commelinales - Zingiberales. - In: METCALFE, C. R. (ed.): Anatomy of the Monocotyledons. Vol. III. - Clarendon press. Oxford.

**TONG, S. Q. 1985:** *Paramomum*, a new genus of Zingiberaceae from Yunnan. - Acta Bot. Yunnan 7: 309-312.

**WEBER, H. 1958:** Die Wurzelverdickungen von *Calathea macrosepala* Schum. und von einigen anderen monocotylen Pflanzen. - Beitr. Biol. Pflanzen 34: 177-193.

**WILLIAMS, K. J., KRESS, W. J. & MANOS, P. S. 2004:** The phylogeny, evolution, and classification of the genus *Globba* and tribe Globbeae (Zingiberaceae): Appendages do matter. - Amer. J. Bot. 91 (1): 100-114.

**WINKLER, H. 1930:** Musaceae. Cannaceae. - In: ENGLER, A. & PRANTL, K. (eds.): Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2ed edn., 15a. - Wilhelm Engelmann Verlag. Leipzig.

**WOOD, T. H., WHITTEN, W. M. & WILLIAMS, N. H. 2000:** Phylogeny of *Hedychium* and related Genera (Zingiberaceae) based on ITS Sequence Data.- Edinburgh J. Bot. 57 (2): 261-270.

**WONG, C. et al. 2002:** Assessment of the Validity of the Sections in *Musa* (Musaceae) using AFLP. - Ann. Bot. 90: 231-238.

**WU, C. Y. 1976:** *Musella lasiocarpa*. - Iconographia Cormophytorum Sinicorum. Timus V: 580-582.

**XIA, Y.-M., KRESS, W. J. & PRINCE, L. M. 2004:** Phylogenetic Analyses of *Amomum* (Alpinioideae: Zingiberaceae) Using ITS and *matK* DNA Sequence Data. - Syst. Bot. 29 (2): 334-344.

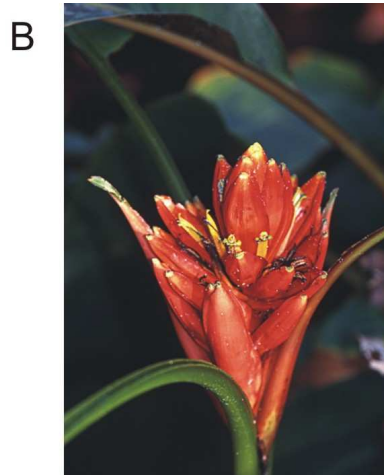
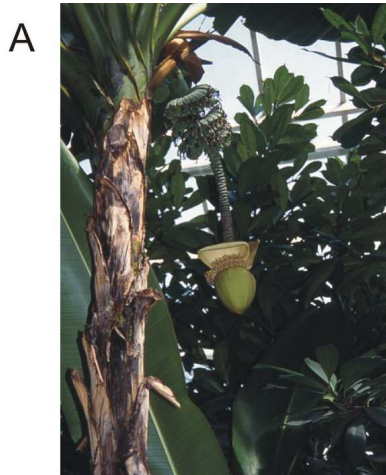
## Anhang

Die Abbildungen sollen einen kleinen Überblick über die Schönheit und Vielfalt der Pflanzen innerhalb der Ordnung der Zingiberales vermitteln.

### Bildnachweis:

Die Tafeln im Anhang zeigen Fotos, die ich überwiegend im Botanischen Garten München gemacht habe. Foto A1 F entstand im Jahre 2002 auf den Seychellen und Foto A2 A im Jahre 2004 auf Madeira.

Die Fotos von Tafel A1 E und Tafel A7 B wurden mir freundlicherweise von H.-J. Tillich bzw. H. Förther zur Verfügung gestellt.



**Tafel A1: A-D Musaceae, E-F Strelitziaceae**

**A** *Musa basjoo*

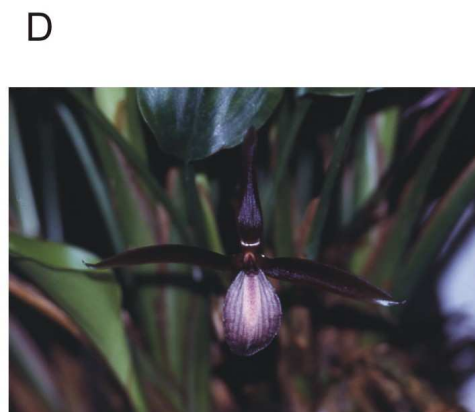
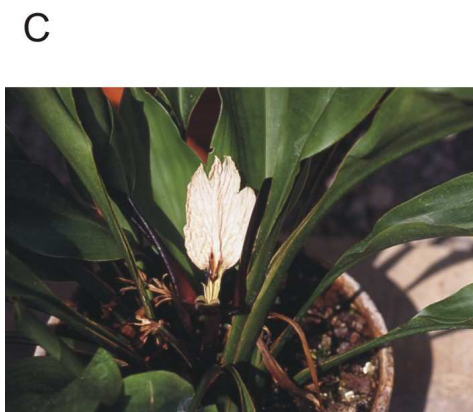
**C** *Musa rosacea*

**E** *Phenakospermum guyanense* (Foto: Tillich)

**B** *Musa coccinea*

**D** *Musa velutina*

**F** *Ravenala madagascariensis*



**Tafel A2: A-B Strelitziaceae, C-D Lowiaceae, E-F Heliconiaceae**

**A** *Strelitzia nicolai*

**C** *Orchidantha fimbriata*

**E** *Heliconia bihai*

**B** *Strelitzia reginae*

**D** *Orchidantha maxillarioides*

**F** *Heliconia episcopalis*



A



B



C



D



E



F



**Tafel A3: A-F Heliconiaceae**

**A** *Heliconia hirsuta*

**C** *Heliconia mariae*

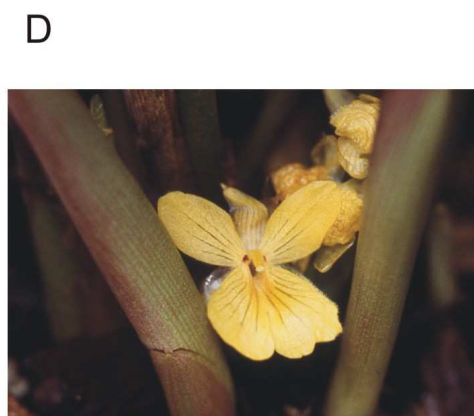
**E** *Heliconia pendula*

**B** *Heliconia latispatha*

**D** *Heliconia metallica*

**F** *Heliconia psittacorum*





**Tafel A4: A-B Heliconiaceae, C-F Zingiberaceae (Hedychieae)**

**A** *Heliconia rostrata*

**C** *Cautleya robusta*

**E** *Hedychium gardnerianum*

**B** *Heliconia wagneriana*

**D** *Distichochlamys orlowii*

**F** *Hedychium horsfieldii*



**Tafel A5: Zingiberaceae (A-E Hedychieae, F Globbeae)**

**A** *Hedychium muluense*

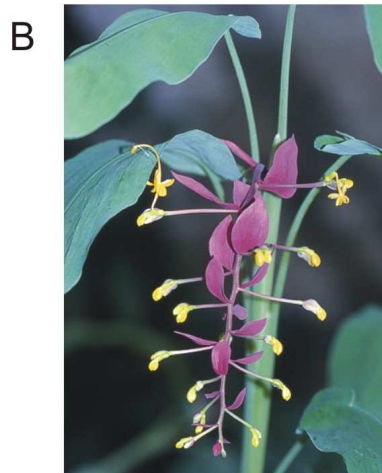
**C** *Roscoea alpinia*

**E** *Roscoea purpurea*

**B** *Kaempferia rotunda*

**D** *Roscoea humeana*

**F** *Globba atrosanguinea*



**Tafel A6: Zingiberaceae (A-B Globbeae, C-D Zingibereae, E-F Alpinieae)**

**A** *Globba schomburgkii*

**C** *Zingiber spectabile*

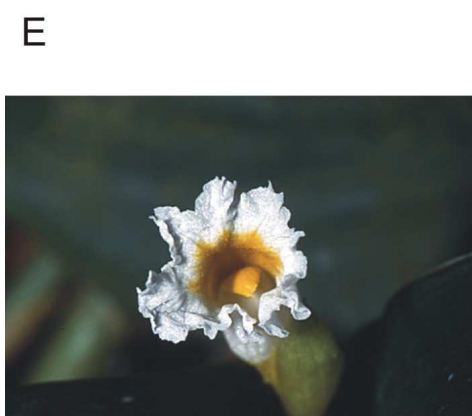
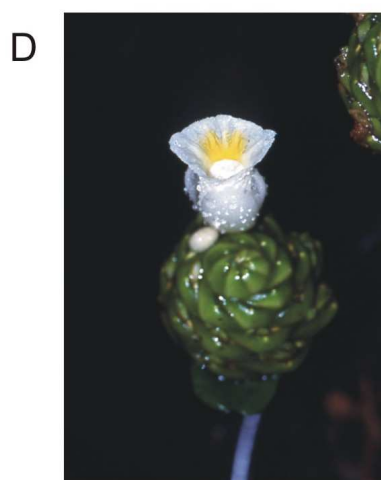
**E** *Alpinia malaccensis*

**B** *Globba winitii*

**D** *Zingiber zerumbet*

**F** *Alpinia purpurata*





**Tafel A7: A-C Zingiberaceae (Alpinieae), D-F Costaceae**

**A** *Alpinia zerumbet*  
**C** *Etlingera elatior*  
**E** *Costus englerianus*

**B** *Amomum* sp. (Foto: Förther)  
**D** *Costus afer*  
**F** *Costus lucanusianus*

A



B



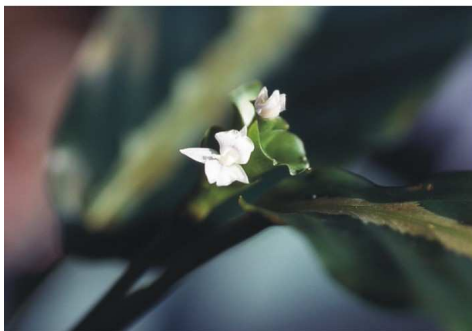
C



D



E



F



**Tafel A8: A-B Costaceae, C-F Marantaceae**

**A** *Costus pictus*  
**C** *Calathea cylindrica*  
**E** *Calathea undulata*

**B** *Monocostus uniflorus*  
**D** *Calathea majestica*  
**F** *Calathea warscewiczii*

A



B



C



D



E



F



**Tafel A9: A-F Marantaceae**

**A** *Marantochloa leucantha*

**C** *Ctenanthe compressa*

**E** *Thalia dealbata*

**B** *Marantochloa mannii*

**D** *Stromante sanguinea*

**F** *Thalia geniculata*



**Tafel A10: A-E Cannaceae**

**A** *Canna brasiliensis*  
**C** *Canna limbata*  
**E** *Canna tuerckheimii*

**B** *Canna indica*  
**D** *Canna lutea*



# Lebenslauf

---

## Persönliche Angaben

Name: Kreiner, geb. Sill  
Vornamen: Elisabeth Anna  
Anschrift: Gablonzer Str. 7, 85221 Dachau  
Geburtsdatum: 24.02.1970  
Geburtsort: München  
Familienstand: verheiratet, 1 Kind

---

## Schule

1976 - 1980 Volksschule Dachau (Grundschule)  
1980 - 1982 Volksschule Dachau (Hauptschule)  
1982 - 1986 Staatliche Realschule Dachau  
1986 - 1990 Rupprecht-Gymnasium München  
1990 Allgemeine Hochschulreife, Gesamtnote: 1,5

---

## Studium

01.11.1991 - 10.03.1998 Biologie (Diplom)  
Ludwig-Maximilians-Universität München  
09.05.1994 Vordiplom, Gesamtnote: 1,4  
10.03.1998 Hauptdiplom, Gesamtnote: 1,0  
01.04.1998 - 31.03.2001 Promotionsstudium Biologie am Institut für Systematische Botanik der Ludwig-Maximilians-Universität München, Forschung zum Thema „Wurzelanatomie der Zingiberales“  
ab 01.04.2001 Auswertung der Forschungsergebnisse und Dissertation

---

## Berufstätigkeit

01.02.1997 - 30.09.1997 Teilzeitstelle als studentische Hilfskraft am Institut für Systematische Botanik mit den Aufgabenbereichen Praktikumsbetreuung (Grundstudium) und Labortätigkeit  
01.04.1999 - 31.05.2003 Wissenschaftliche Mitarbeiterin am Institut für Systematische Botanik mit den Aufgabenbereichen Lehrtätigkeit und Studentenbetreuung für Grund- und Hauptstudium der Systematischen Botanik, Labortätigkeit, Mikrotomtechnik, Mikroskopie und Mitarbeit in der Institutsbibliothek